Untersuchungen

über die

Herzbildung der Vögel

Inaugural - Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

in der

Medizin, Chirurgie und Geburtshilfe

der Hohen Medizinischen Fakultät der Universität Leipzig

vorgelegt von

Ludwig Gräper

aus Frankfurt a. M.

ACAD. LUGD. BAT. BIBL.

(Archiv für Entwicklungsmechanik der Organismen, Band XXIV)

Gedruckt
mit Genehmigung der Medizinischen Fakultät zu Leipzig
28. April 1907

Referent: Herr Geh. Med.-Rat Prof. Dr. C. Rabl

Untersuchungen über die Herzbildung der Vögel.

Von

Ludwig Gräper.

(Arbeit aus der Anatomischen Anstalt zu Leipzig.)

Mit Tafel X—XIII und 5 Figuren im Text.

Eingegangen am 28. April 1907.

In den Verhandlungen der Deutschen Pathologischen Gesellschaft (Meran 1905) beschrieb VEROCAY ein Huhn mit sieben normalen Herzen [1]). Diese Veröffentlichung, die den Anlaß zu vorliegender Arbeit gegeben hat, möchte ich, weil sie weniger bekannt ist, zunächst etwas genauer referieren. Mit einem Hinweis darauf, daß zwei Herzen wohl schon ab und zu bei Hühnern gefunden worden seien, sieben gut ausgebildete Herzen im Brustraum eines Huhnes aber wohl als ein Unikum zu bezeichnen seien, beginnt VEROCAY die Beschreibung des vorliegenden Falles. In einem Hotel in Cortina d'Ampezzo fand man beim Ausweiden eines äußerlich ganz normal entwickelten und gut genährten Huhnes in der Leibeshöhle einen großen Klumpen, der leider herausgerissen wurde. Dieser Klumpen enthielt sieben Herzen. Obgleich VEROCAY bald hiervon benachrichtigt wurde, gelang es ihm doch erst 2 Jahre später, das Präparat zur Untersuchung zu bekommen. Fünf der sieben Herzen, von denen jedes die Größe eines normalen Hühnerherzens hatte, hingen noch durch Bindegewebe zusammen, während zwei, die dann zur genaueren Untersuchung dienten, losgelöst waren. Soweit sich die Verhältnisse feststellen ließen, waren namentlich die Ventrikel und die großen arteriellen Gefäßstämme normal. Bei einem Herzen waren auch die beiden linken Ostien mit ihren Klappenapparaten zu sehen. Die übrigen Herzen ließen auch

[1]) VEROCAY, Multiplicitas cordis (Heptacardia) bei einem Huhn. Verhandl. der Deutschen Pathologischen Gesellschaft. 9. Tagung. Meran 1905.

normalen Bau erwarten, nur war eine genauere Untersuchung nicht möglich, weil das Präparat nur leihweise überlassen wurde. Die Vorhöfe und großen Venen waren meist sehr zerrissen, so daß sich nichts Sicheres feststellen ließ. In dem Präparat befanden sich auch noch drei ziemlich kompakte Knoten und einige kleinere Stückchen aus Lebergewebe, ein Umstand, auf den ich weiter unten zurückkommen will, und außerdem noch die normale Milz. Verocay spricht einem jeden Herzen sein besonderes Pericard zu, das aber beim Herausnehmen der Herzen zerrissen war. Weil ferner nur die Anfangsstücke der großen Arterien erhalten waren, ließ sich über die Verbindungen der sieben Herzen nichts Bestimmtes sagen, ebenso wie man über ihre Funktion nur Vermutungen äußern konnte. Es folgt nun eine längere Übersicht der Literatur ähnlicher Fälle. Von allen Autoren gibt nur Panum eine Erklärung für die zwei Herzen eines fünf Tage alten Hühnerembryo. Nach seiner Ansicht hat sich das ursprünglich einfache Herz durch Druck von der Bifurcation der Aorta aus geteilt.

Zum Schlusse führt Verocay die Erklärung an, die C. Rabl auf Grund seiner Studien der Herzanlage an Serien höherer Wirbeltiere für das Doppelherz und auch für die »Heptacardia« gegeben hat: Die erste Anlage des Herzens ist an die Venae omphalomesentericae geknüpft. Das Herz ist gewissermaßen ein Produkt der Venen. Die beiden Anlagen des Herzens verschmelzen erst verhältnismäßig spät miteinander. Unterbleibt nun diese Verschmelzung zufällig einmal, so entwickelt sich aus jeder der paarigen Herzanlagen ein vollständiges Herz. Da nun aber die Venae omphalomesentericae ihrerseits wieder aus den Dottervenen sich zusammensetzen, so könnte es vorkommen, daß jede dieser Venenwurzeln sich getrennt erhält und für sich eine vollständige Herzanlage bildet.

Es liegt nun nahe, diese Hypothese, die zwar sehr viel Wahrscheinlichkeit für sich hat, aber doch nicht ohne weiteres als bewiesen anerkannt werden kann, zu prüfen und eventuell als richtig zu erweisen. Die Anregung hierzu ging nun von Rabl selbst aus; und zwar gab er schon die beiden Wege an, auf denen dies zu geschehen hätte: nämlich erstens durch möglichst genaues Studium der Herzanlage an normalen Embryonen und zweitens durch Experimente.

Ehe ich aber an den deskriptiven Teil gehe, möchte ich noch einen Wahrscheinlichkeitsbeweis für die Rablsche Erklärung aus dem Präparate der sieben Herzen selbst geben, der Verocay ent-

gangen zu sein scheint. Man erinnere sich, welche Bedeutung die Venae omphalomesentericae für die Bildung der Leber haben. Nun sind in dem Präparate mehrere, ziemlich kompakte Knoten von Lebergewebe vorhanden, die weder der Beschreibung noch der Abbildung nach als eine zerrissene Leber, sondern als drei getrennte Lebern zu deuten sind, so daß mir in diesem Falle eine multiplicitas hepatis mit der multiplicitas cordis einherzugehen scheint. Es ist ja auch leicht erklärlich, daß Darmdivertikel zu den verschiedenen, getrennt in den Embryo gelangten Venenwurzeln herangetreten sind und so eine der Zahl der Herzen entsprechende Zahl von Lebern gebildet haben. Wenn diese Zahlen aber nicht gleich groß sind, so läßt sich dies durch die Annahme sekundärer Verschmelzungen oder dadurch erklären, daß eben nicht jede Venenwurzel mit einem Darmdivertikel eine Leberanlage gebildet zu haben braucht.

Als Material für die Untersuchungen an normalen Keimscheiben dienten mir hauptsächlich Ente, Lachmöwe und Huhn, außerdem standen mir noch ein paar Keimscheiben der Gans zur Verfügung. Wenn man in der Arbeit bald eine Abbildung von der Möwe, bald eine von der Ente usw. findet, ohne daß jedes Material für sich durchgearbeitet und beschrieben ist, so liegt der Grund darin, daß Altersunterschiede an dem Gefäßsystem, wenn man das Alter der Embryonen nach der Urwirbelzahl bestimmt, bei den verschiedenen Gattungen nicht nachzuweisen sind. Die Bilder sind im allgemeinen bei Lachmöwe und Ente wegen des geringeren Zellreichtums klarer als beim Huhn, doch sieht man bei letzterem manche Einzelheiten besser. In betreff der Urwirbelzählung erwähne ich, daß ich nur nach hinten vollständig abgegrenzte Urwirbel zähle und nach Rabl das Kopfsegment mitzähle und als + 1 anfüge[1]).

Die Embryonen wurden größtenteils in Pikrinsäure-Sublimat fixiert. Besonderes Gewicht wurde auf eine vorsichtige Härtung gelegt. Der Alkohol wurde durch Fließpapierstreifen zu den in destilliertem Wasser liegenden Embryonen geleitet und zwar mit Hilfe einer Glasröhre so, daß er von unten in das Wasser kam und sich so gut mit ihm mischte.

Zur Betrachtung der Embryonen in toto wurde eine leichte Stückfärbung in einer Mischung von alkoholischem Boraxkarmin mit Salzsäurealkohol angewandt. Die Embryonen bettete ich dann in Paraffin

[1]) Diese Zählmethode führte Rabl deshalb ein, weil er, besonders an Längsschnitten, in dem Kopfsegmente eine (allerdings dreieckige) Höhlung fand, die er der Urwirbelhöhle für gleichwertig halten mußte.

von 56° Schmelztemperatur ein, schnitt sie meistens 7,5 μ dick und klebte die Schnitte mit Nelkenöl-Collodium auf. Nachträglich färbte ich dann noch mit Hämalaun und Erythrosin.

Deskriptiver Teil.

Was diesen ersten, deskriptiven Teil anlangt, so handelt es sich hier nicht darum, wesentlich Neues zu bringen, sondern nur um eine Stellungnahme zu den verschiedenen Ansichten, wobei es sich zeigt, daß schon ältere Arbeiten, vor allem die von Disse und Gasser, die Gefäß- und Herzbildung richtig darstellen. Schade ist es nur, daß Disses Osmiumpräparate an dotterhaltigen Stellen so gut wie undurchsichtig gewesen zu sein scheinen, und er sich so lange abmühen mußte, nachzuweisen, daß überhaupt Zellen im Keimwall vorhanden seien.

Das Erscheinen der letzten Lieferung des Hertwigschen Handbuchs mit den Arbeiten von Rückert und Mollier zwang mich, meine an sich schon abgeschlossene Arbeit noch einmal einer Durcharbeitung zu unterziehen und besonders auf diese Arbeiten Rücksicht zu nehmen, die an Umfang und Ausführlichkeit alles bisher über dieses Thema Erschienene übertreffen.

Die Frage nach der Entstehung der Blutinseln wie überhaupt der ersten Gefäße ist wohl noch der dunkelste, aber auch der interessanteste Punkt in der ganzen Bildungsgeschichte des Gefäßsystems. Für die vorliegende Untersuchung und besonders für die Inangriffnahme der Experimente ist es unerläßlich, zu dieser Frage Stellung zu nehmen.

Die Schwierigkeit bei der Untersuchung dieses Punktes besteht darin, eine Blutinsel frühzeitig genug als solche sicher zu erkennen. Denn, wenn einmal das typische Bild einer Blutinsel vorhanden ist, — eine meist ovale, ziemlich scharf begrenzte kompakte Masse rundlicher, protoplasmaarmer Zellen, die zwischen Mesoderm und Dotterwall liegt, — dann nimmt diese Masse von außen keine Zellen mehr auf, und aus ihrer Lage kann, wie auch Rückert wiederholt betont, nicht auf ihre Herkunft geschlossen werden.

Rückert glaubt, die peripheren verdickten Platten des Mesoderms, wie man sie auf Schnitten von Keimscheiben mit 2,3 mm Primitivstreifenlänge sieht, für die Bildung der Blutinseln verantwortlich machen zu müssen. Ich möchte glauben, daß diese Platten, welche das Aussehen von Blutinseln haben, doch nicht deren erste Anlage sind. Überhaupt ist die Entwicklung der ersten Blutinseln bei

Embryonen diesen Alters sehr schwer zu beobachten, und man untersucht zunächst besser an Keimscheiben mit einem Kopffortsatz von etwa 1 mm Länge. Man muß in diesem Falle natürlich nicht am hinteren Ende der Keimscheibe, wo ja die Blutinseln zuerst auftreten und in diesem Stadium schon gut ausgebildet sind, sondern weiter vorn und seitlich suchen. Hier ist von den verdickten Platten nichts zu sehen, das Mesoderm ist vielmehr sehr schön locker, »mesenchymatös«. Betrachtet man den Keimwall, so vermißt man in einer gewissen Ausdehnung die großen Dotterkugeln. An ihrer Stelle sieht man kleine, rotgefärbte Schüppchen, die Zerfallsprodukte der Dotterkugeln. Die Dotterzellen, d. h. die zelligen Elemente des Keimwalles, deren Kerne gewöhnlich eine tetraedrische, jedenfalls immer eine zipflig ausgezogene Form zeigen, besitzen hier schon rundliche Kerne, weil sie eine intensive Resorption der Dotterkugeln begonnen haben, so daß deren Reste nicht mehr formverändernd auf die Kerne wirken können. Außerdem liegen sie viel dichter als sonst im Keimwall. Diese Zellen rücken nun immer dichter zusammen und begeben sich nach der Oberfläche (Taf. X Fig. 1), während sie sich gleichzeitig mitotisch vermehren. Nunmehr treten sie aus dem Keimwall aus unter Mitnahme verschieden großer Mengen Dotters. Fig. 2 zeigt einen solchen sich vom Keimwall loslösenden Zellkomplex, der eine junge, allerdings noch locker gefügte Blutinsel darstellt, die reichlich dotterhaltige und sich teilende Zellen enthält.

Ferner habe ich in der Nähe des Keimwalles vielfach einzelne, derartig mit Dotter angefüllte Zellen beobachtet, daß ihr Protoplasma nicht ausreichte, Fortsätze zu bilden. In Fig. 1 und 2 sind solche Zellen zu sehen, die ich als Dotterträger bezeichnen möchte, und deren Abstammung vom Keimwall unverkennbar ist. Sie sind groß und kugelrund und zeigen sehr oft eine Teilungsfigur. Ist letzteres nicht der Fall, so steht der Kern stets exzentrisch. Ich halte es nun nicht für ausgeschlossen, daß diese Zellen durch rege Vermehrung eine Blutinsel liefern können, wenn auch ihre Hauptbedeutung, wie unten erörtert werden soll, eine nicht unwesentliche Beteiligung an der Bildung der blutleeren Gefäße zu sein scheint. Jedenfalls findet man solche Zellen den jungen Blutinseln häufig angelagert, manchmal einzeln, manchmal zu mehreren.

O. VAN DER STRICHT [1]) beschreibt auch dotterhaltige Zellen im

[1]) O. VAN DER STRICHT, Nouvelles recherches sur la genèse des globules rouges et des globules blancs du sang. Arch. de biologie. XII. 1892. p. 209 f.

Mesoderm und behauptet, daß der Dotter durch die dünnen Protoplasmafäden, die manche Mesodermzellen mit dem Keimwall verbinden, in die Zellen eingewandert sei. Bilder, wie sie Fig. 1 und 2 zeigen, scheint er nicht gekannt zu haben. Wenn nun das Mesoderm, wie VAN DER STRICHT sagt, durch jene dünnen Protoplasmafäden den Dotter aus dem Keimwall bezöge, so wäre es nicht einzusehen, warum nur einzelne Zellen starken Dottergehalt aufweisen und diese Zellen gerade keine Spur von Fortsätzen zeigen. Meine Präparate lassen mir vielmehr keinen Zweifel darüber, daß diese Dotterträger aus dem Keimwall, also aus dem Entoderm ausgetretene Dotterzellen sind.

Man wird aber gewiß verlangen, derartige Bilder wie Fig. 1 und 2, in denen man Zellen aus dem Dotterwall austreten sieht, auch am hinteren Rande der Keimscheibe zu zeigen. Daß diese Bilder sich hier etwas anders ausnehmen, ist erklärlich, da ja, wie RÜCKERT selbst angibt, die Geschwindigkeit der Entwicklung hier bei weitem nicht so groß ist als vorn seitlich. Ich gebe in Fig. 3 (Taf. X) die Zeichnung eines Schnittes durch das hinterste Ende einer jungen Möwenkeimscheibe, angefertigt nach einem Präparate des Herrn Dr. SIEGLBAUER. Man sieht an der Oberfläche des Dotterwalles einige Blutinseln, die tief in ihm wurzeln, d. h. die Dotterzellen rücken den Blutinseln entgegen und schließen sich ihnen an. Je weiter man nun in der Serie nach vorn kommt, desto kürzer und dicker werden diese Fortsätze und hören bald ganz auf. Außerdem findet man noch einige kleine Zellhaufen, die im Innern des Dotterwalles liegen und, wenn sie auch in ziemlicher Nähe der Ausläufer von oberflächlichen Blutinseln liegen, doch keinen direkten Zusammenhang mit ihnen haben. Später schließen sie sich ihnen dagegen wahrscheinlich an, oder bilden selbst eine neue Blutinsel. Man hat sich also vorzustellen, daß auch hier die Dotterzellen unter Resorption oder Preisgabe ihres Dottergehaltes sich einander nähern, schließlich an die Oberfläche treten und dort Blutinseln bilden.

Die Tatsache, daß man das in Fig. 3 gezeigte Bild nicht an jeder Keimscheibe erhält, erklärt sich daraus, daß dann die Zellen einzeln an die Oberfläche gelangen, sich dort zusammenlegen und, wenn eine gewisse Anzahl beisammen ist, kein weiterer Zuzug von Dotterzellen mehr erfolgt, sondern nach Ablösung vom Keimwall die Vergrößerung des Zellkomplexes einfach durch mitotische Vermehrung geschieht.

So weisen alle meine Beobachtungen darauf hin, daß die Gegen-

wart von Keimwallmaterial ausschlaggebend ist für die Blutinselbildung. Auf Grund seiner Beobachtungen allein läßt RÜCKERT die Frage offen, ob sich nur Dotter oder auch Dotterzellen an der Blutinselbildung beteiligen. Im übrigen schreibt er die Hauptbeteiligung, wie oben erwähnt, dem Mesoderm zu und läßt schließlich, wahrscheinlich auf Grund vergleichender Forschungen [1]), nur diese allein gelten.

Auf dieser Anschauung beruhen die Experimente HAHNS, deren Ergebnisse RÜCKERT in seiner Arbeit mitteilt und auf die ich später noch eingehen will, obgleich die Experimente selbst noch nicht veröffentlicht sind.

Die Wahrscheinlichkeit der mesodermalen Blutinselentstehung sucht RÜCKERT auch durch folgenden Satz zu stärken: »Und selbst wenn dies [nämlich die Unterscheidung der einzelnen aus dem Primitivstreifen (Urmund) stammenden Zellen von den Keimwallelementen] in dem sich vom Keimwall delaminierenden Mesoblast nach der histologischen Beschaffenheit der Zellen (Dottergehalt u. a.) durchführbar wäre, ließe sich doch die Möglichkeit nicht strikte ausschließen, daß das vom Keimwall sich ablösende Material in letzter Instanz vom Primitivstreifen stammt und nur vorübergehend, behufs Dotteraufnahme, in jenen Entoblastabschnitt eingedrungen ist.« Diesem Satze, der übrigens zeigt, daß RÜCKERT deutliche Austrittsbilder an der Keimwallgrenze gesehen hat, könnte man den gleichwertigen Satz entgegenstellen, daß »in letzter Instanz« das in Frage kommende Mesoderm doch aus dem Entoderm stammt. Selbst wenn wirklich Zellen aus dem Mesoderm in den Keimwall einwanderten, was eine Hypothese ist, für die keinerlei Wahrscheinlichkeit besteht, und wir diese dann von den Keimwallzellen nicht unterscheiden könnten, so würden wir sie dann eben Entodermzellen nennen, und würden dann gerade diese Zellen (eine zweite Hypothese) die Blutinseln durch ihren Austritt aus dem Keimwall bilden, so könnte man doch unmöglich von mesodermaler Bildungsweise reden. Jedenfalls

[1]) HERTWIG, Handbuch der Entwicklungsgeschichte. Bd. I. S. 1180: »Worin besteht aber die Bedeutung des Dotters für die Blutbildung der Wirbeltiere? Auch hier gibt das Ei des *Platydactylus* einen Fingerzeig. Da die Verdickung des unteren Blattes erst nach dem Erscheinen der Blutanlagen auftritt bzw. (vorn) zu voller Ausbildung gelangt, so kann dieselbe nicht die Aufgabe haben, den Entoblast zur Abgabe von Zellenmaterial an die Blutinsel vorzubereiten. Das Wesen des Vorganges kann also nicht in einer Zellen-, sondern nur in einer Stoffabgabe des Dotters an die Blutanlagen beruhen.«

ist aber die Tatsache zu betonen, daß wirklich Zellen aus dem Keimwall austreten und die Blutinseln bilden. Da aber Rückert die Entscheidung jener Frage, »wie in allen jenen Fällen, in welchen embryonale Zellverschiebungen und Wanderungen in Frage stehen«, dem Experimente (Hahns) überläßt, so will auch ich in dem experimentalen Teile meiner Arbeit darauf zurückkommen.

Es gibt aber noch andre Beobachtungen, die die Theorie von der mesodermalen Blutbildung unwahrscheinlich machen.

Wenn das Entoderm bzw. der Dotterwall, wie wir annehmen, imstande ist, allein Blutinseln zu bilden, so muß die Möglichkeit zugegeben werden, gelegentlich Blutinseln zu finden, die mit dem Mesoderm keinerlei Zusammenhang haben. Anderseits würde die Auffindung derartiger Blutinseln eine glänzende Bestätigung der hier verfochtenen Theorie sein. Es würden vor allem Beweise, wie sie Drasch[1]) für die mesodermale Abstammung der Blutinseln zu bringen sucht, sofort hinfällig werden. Drasch präparierte nämlich die Keimblätter voneinander ab und behauptete, daß hierbei sämtliche Blutinseln am Mesoderm hängen blieben. Aber derartig tief im Keimwall wurzelnde Blutinseln, wie sie Fig. 3 zeigt, würden wohl niemals vollständig herauszulösen sein. Wenn ich nun vollends unten zeige, daß es Blutinseln gibt, die millimeterweit vom Mesoderm entfernt liegen, ohne irgend einen Zusammenhang mit diesem zu haben, so könnte man eher glauben, daß diese bei der Präparation gelegentlich am Ectoderm, aber nie am Mesoderm hängen bleiben. Hieraus einen ectodermalen Ursprung abzuleiten, wird wohl niemand unternehmen.

Vialleton[2]) hat wohl zuerst eine isolierte Blutinsel gesehen. Sie maß 60 μ im Durchmesser und lag 0,2 mm außerhalb des Sinus terminalis eines 36 Stunden bebrüteten Hühnchens mit 11 Urwirbeln. Dieser eine Fall würde für mich nicht beweisend sein, besonders da der Embryo schon ziemlich alt war. Ich verfüge aber über fünf Keimscheiben, die vom Mesoderm vollständig isolierte Blutinseln zum Teil in erheblicher Anzahl und in großer Entfernung vom Mesoderm und von andern Blutinseln zeigen.

Bei der ersten Serie, in der ich solche Blutinseln fand (Hühnerembryo mit $> 1 + 1$ Urwirbel), habe ich bei einer Anzahl von ihnen

---

[1]) O. Drasch, Bildung der Somatopleura und der Gefäße beim Hühnchen. Anatom. Anzeiger. Bd. IX. 1894. S. 567 ff.

[2]) Vialleton, Sur l'origine des germes vasculaires dans l'embryon du poulet. Anatom. Anzeiger. Bd. VII. 1892. S. 624 ff.

die Größe und den Abstand von den letzten Mesodermausläufern gemessen:

	Größe		Entfernung vom Mesoderm
	Breite	Höhe	
1	46 μ	12 μ	0,94 mm
2	42 -	23 -	0,79 -
3	40 -	23 -	0,57 -
4	46 -	30 -	0,19 -
5	53 -	42 -	0,28 -
6			1,14 -
7			1,13 -
8			0,61 -
9			0,62 -
10			0,49 -

In der Richtung der Serie erstrecken sich die Blutinseln über drei bis sechs, einzelne über noch mehr Schnitte (zu 0,75 μ). Eine solche Blutinsel zeigt die Fig. 4 (Taf. X). Bemerkenswert ist, daß sowohl diese, wie auch die isolierten Blutinseln der andern Keimscheiben sich dem Ectoderm meistens so dicht anlegen, daß man sie stellenweise für Bildungen dieses Keimblattes halten könnte. Wäre nun das Mesoderm bereits bis zu dieser Stelle gelangt, so würde man die Blutinseln diesem eng angefügt sehen, oder direkt als dessen Fortsetzung wahrnehmen, wie dieses ja meist am hinteren Rande der Keimscheibe der Fall ist. Aus solchen Bildern erklärt sich die falsche Anschauung von der mesodermalen Bildungsweise der Blutinseln.

In Fig. 5 (Taf. XII) ist der hinterste Teil der Blutinselregion einer Möwe von 1 + 1 Urwirbel dargestellt. Außer den unter sich vielfach zusammenhängenden Blutinseln sieht man rechts noch einige isolierte. Aus der Serie ist es leicht nachzuweisen, daß diese mit den übrigen keinerlei Verbindung haben. Vielleicht könnte man einwenden, daß diese Verbindungen früher doch bestanden hätten und jetzt, da der Embryo schon ziemlich alt ist, verloren gegangen seien. Ich besitze aber auch einen Primitivstreifen mit kurzem Kopffortsatz vom Hühnchen, der ganz ähnliche Bilder zeigt. Außerdem verfüge ich noch über die Serie eines Primitivstreifens vom Huhn (Kopffortsatz 0,5 mm), von dem ich leider versäumt habe, ein Flächenbild herzustellen, und der zahlreiche Blutinseln weit vorn vor der mesodermfreien Zone zeigt, und über die in Fig. 6 (Taf. XIII) dargestellte Keimscheibe vom Huhn. In dieser Figur sind die weit draußen liegenden Blutinseln, soweit

sie absolut sicher als solche zu erkennen waren, eingetragen. Daß es sich in allen diesen Fällen wirklich um Blutinseln handelt, ist zweifellos, denn sie unterscheiden sich weder in Form noch Größe noch histologischer Beschaffenheit von denen in der gewöhnlichen Lage. Auch ist es mir vielfach gelungen, in der Entwicklung befindliche zu finden. In Fig. 7 (Taf. X) ist eine solche dargestellt. Das Bild ähnelt sowohl dem in Fig. 1 wie dem in Fig. 3 dargestellten; es gilt eben hier wieder das oben Gesagte: die Dotterzellen nähern sich einander, gelangen an die Oberfläche des Dotterwalles, schließen sich immer enger zusammen und lösen sich endlich als abgeschlossener Zellkomplex vom Entoderm ab, um sich dem über ihm liegenden Keimblatte anzulegen.

Schließlich will ich noch ohne weitere Kritik eine Arbeit erwähnen, in der auch isolierte, an ganz merkwürdigen Stellen liegende Blutinseln beschrieben werden: Jan Tur: Sur le développement anormal du parablaste[1]) dans les embryons de poule (Parablaste sous-germinal). Bulletin de la société Philomantique de Paris. 1906. Bei dem an dritter Stelle beschriebenen Embryo (47 Stunden bebrütet), einem jungen Cyclocephalen, enthält der parablaste sous-germinal — eine von dem einschichtigen Entoderm weit abgespaltene bandförmige Brücke aus Keimwallmaterial, die vom Dotterwall der einen Seite zu dem der anderen reicht — Gefäßanlagen (de veritables formations vasculaires) an Stellen, wo Ectoderm und Mesoderm und auch einschichtiges Entoderm nicht vorhanden sind. In der Zusammenfassung heißt es über diese Bildungen: Les éléments de ce »parablaste accessoire« qu'on pourrait aussi désigner sous le nom de »parablaste sous-germinal« peuvent donner naissance à de vraies formations vasculaires dont la valeur prospective est nulle, mais qui prouvent la théorie de l'origine entodermo-parablastique des vaisseaux sanguins.

Wenn Rückert diese und die von mir oben beschriebenen Tatsachen gekannt hätte, würde er gewiß die entodermale Abstammung der Blutinseln nicht bezweifelt und nicht behauptet haben, daß der Dotterwall nur für die Lieferung von Dotter- aber nicht von Zellmaterial für die Blutinselbildung in Betracht käme, denn man kann doch wohl nicht annehmen, daß sich einzelne Mesodermzellen von den übrigen ablösen und einen so weiten Weg von bis zu 3 mm (gemessen am fixierten Präparate: vgl. die 7,5 mal vergrößerte Keim-

[1]) Das Wort »parablaste« soll hier gewiß nicht den Sinn des Hisschen Parablastes haben, sondern nur einfach ein Name für Dotterwall sein.

scheibe der Fig. 6 Taf. XIII) unter dem, dem Keimwalle eng anliegenden Ectoderm oder gar durch den Dotterwall zurücklegen, um dann durch Vermehrung eine Blutinsel zu bilden.

Über die Art, wie sich die Blutinseln ausbreiten, miteinander konfluieren und schließlich bluthaltige Endothelröhren liefern, will ich mich hier nicht verbreiten. Ich verweise vielmehr in diesem Punkte auf die Rückertsche Arbeit, in der man auch ausführliche Literaturangaben über die gesamte Entwicklung der Gefäße findet.

Was nun die Entwicklung der blutleeren Gefäße anlangt, so kann es keinem Zweifel unterliegen, daß ein Teil derselben durch Auswachsen aus den Blutinseln hervorgeht. Man findet an letzteren oft schnabelförmige Fortsätze von verschiedener Länge, die sich zwischen Entoderm und Mesoderm erstrecken. Diese werden später zu Gefäßen und zwar wohl sicher zu sogenannten blutleeren, das heißt, sie bilden früher ein Lumen, als in ihnen Blutzellen zu sehen sind. Verfolgt man nun diese Gefäßanlagen durch die Serie, so werden sie immer schwächer, und die Zwischenräume zwischen den einzelnen Zellen sind durch immer längere und dünnere Protoplasmaverbindungen überbrückt. Trotzdem gelingt es aber oft selbst bei ganz jungen Stadien, die Verbindungen der jüngsten, am meisten central gelegenen Gefäßanlagen mit den peripheren nachzuweisen. In Fig. 8 (Taf. X) liegt zufällig ein großer Teil eines Gefäßzellenzuges in der Ebene eines Schnittes.

Die Untersuchung dieser Verhältnisse ist ziemlich schwierig, weil es darauf ankommt, die Zellzusammenhänge festzustellen. Ein einfaches Rechenexempel legt davon Zeugnis ab: Die Protoplasmaverbindungen sind zwischen den Gefäßzellen oft 30 bis 40 μ lang. Sind nun die Schnitte 7 μ dick, so wird es sehr häufig geschehen, daß man zwischen zwei Schnitten, die durch den Zelleib gehen, ein bis fünf Schnitte hat, auf denen nur der dünne Protoplasmafortsatz angeschnitten ist, der schwer zu erkennen ist, besonders wenn die gleichförmige Umgebung der genauen Orientierung größere Hindernisse entgegensetzt und das Mesoderm sehr locker ist. Es ist deswegen wohl nicht angängig, durch eine Reihe von Figuren den Zusammenhang einer beliebigen Gefäßanlage mit den Blutinseln zu belegen. Nur an einem besonders günstigen Falle sei der Zusammenhang zweier Gefäßzellengruppen der Fig. 9 durch den darauf folgenden Schnitt (Taf. X Fig. 10) dargestellt.

Die Tatsache, daß es meistens gelingt, die Verbindungen der jüngsten Gefäßanlagen der Area pellucida mit denen der Peripherie

nachzuweisen, rechtfertigt die Theorie, daß jene durch Auswachsen aus den Blutinseln entstehen.

In meinen Präparaten finde ich aber außerdem noch viele Stellen, wo an einer Gefäßanlage eine Zelle mit ungewöhnlich viel Dotter, ein Dotterträger, eng anliegt, Zellen, deren etwaige Bedeutung für die Blutinselbildung in der Area opaca ich schon oben angedeutet habe. Der Umstand, daß man diese Zellen, die bei der Möwe im Stadium von 3+1 bis 4+1 Urwirbeln am schönsten und häufigsten zu beobachten sind, so oft an Gefäßanlagen, die ja Blutinseln nahe verwandt sind, findet, bestärkt einerseits die obige Vermutung und macht es anderseits nicht unwahrscheinlich, daß sie auch bei der Bildung der Gefäßanlagen der Area opaca und pellucida eine große Rolle spielen. Inwiefern sie aber hierfür in Betracht kommen, läßt sich ohne weiteres nicht entscheiden. Es gibt hier drei Möglichkeiten: Entweder die Dotterträger haben rein trophische Bedeutung, oder sie fügen sich einer Gefäßanlage ein, ernähren diese und werden schließlich, nachdem sie allen Dotter abgegeben haben, selbst zu Gefäßzellen, oder drittens, sie sind imstande, sich mehrfach zu teilen und so selbst eine Gefäßanlage zu liefern.

Zum ersten Punkte läßt sich nicht viel sagen. Nur müßte man in diesem Falle dotterfreie Zellen beobachten können, bei denen sich ein Zeichen des Absterbens fände. Ich habe solche Beobachtungen nicht machen können, so daß ich die Dotterträger nicht für rein trophische Zellen halten kann. Außerdem sprechen die folgenden Beobachtungen dagegen.

Die Tatsache, daß man häufig Dotterträger mit schon gemindertem Dottergehalt einer Gefäßanlage nicht nur angelagert, wie in Figur 12 *1* (Taf. X), sondern harmonisch angegliedert wie Figur 11 *1*, *2*, *3* oder gar eingefügt wie Figur 11 *9* findet, gibt der zweiten Möglichkeit große Wahrscheinlichkeit, während die dritte Annahme durch Figur 11 *5*, *6*, *7*, *8* und Figur 12 *2*, *3*, *4*, *5*, *6* gestützt wird.

Figur 12 *2*, *3* zeigt uns zwei Dotterträger, die vielleicht durch Teilung eines einzigen entstanden sind und bereits durch die Annahme der Spindelform und durch Aussendung von Fortsätzen den Übergang in Gefäßzellen bilden. Beide befinden sich wiederum in mitotischer Teilung, und zwar zeigt der eine das Stadium des Tochtersternes, der andre das des Muttersternes bzw. beginnender Metakinese. Mit gewöhnlichen in Teilung begriffenen Gefäßzellen sind sie sowohl ihrer bedeutenden Größe, als auch ihres deutlichen Dottergehaltes wegen nicht zu verwechseln, obgleich sie schon beginnen, wie diese

eine spindelige Form anzunehmen. Betrachtet man nun den Gefäßzellenzug, dem sie angehören, so kann man die Möglichkeit, daß er ganz von ihnen gebildet wurde, nicht strikte ausschließen. Nimmt man nun die Bilder der Figur 12 *4*, *5*, *6*, die ein Syncytium von drei[1]) und der Figur 11 *5*, *6*, die zwei offenbar durch Teilung einer solchen Zelle entstandene Dotterträger zeigt, in Augenschein, so kann man nicht mehr zweifeln, daß sie in der Bildung von Gefäßanlagen begriffen sind. Völlig klar endlich werden die Vorgänge durch die Dotterträger *7* und *8* der Figur 11, die kaum noch als solche zu erkennen sind, da sie schon eine so große Gefäßanlage gebildet haben.

Wenn man diese Art der Entstehung der blutleeren Gefäße zugibt, so kann man wohl in einer gewissen Beziehung von einer Entstehung in loco reden; aber dadurch wird die von His aufgestellte Einwanderungstheorie durchaus nicht erschüttert, denn es bleibt sich gleich, ob, was auch wirklich der Fall ist, Zellzüge sich von der Peripherie aus verschieben, oder ob nur einzelne Zellen (Dotterträger) einwandern und dann erst die Zellzüge aus sich hervorgehen lassen. Es würde dann nur noch die Frage zu erörtern sein, ob die Dotterträger die Fähigkeit der Wanderung besitzen, die man ihnen zunächst weder zu- noch absprechen kann, für die aber große Wahrscheinlichkeit vorhanden ist, weil sie wie Leucocyten im fixierten Zustande kugelrund sind und, wenn sie ihre gefäßbildende Tätigkeit noch nicht begonnen haben, keinerlei Protoplasmaverbindungen mit andern Zellen haben. Schließlich kommt aber auch diese Frage weniger in Betracht, weil die Dotterträger ja aus dem Keimwall ausgetreten sein könnten, als dieser noch unter der betreffenden Stelle zu finden war, was der Ansicht von Vialleton nahekommen würde.

Für mich bleibt die Hauptsache, die Abstammung der extraembryonalen Gefäße und der ersten Herzzellen vom dotterhaltigen Entoderm zu verfechten.

Wenn Rückert schreibt: »Erscheinen sie (nämlich die Gefäßzellen) auf den Schnitten als Einzelzellen, dann kann man freilich ihre Gefäßzellennatur nur feststellen, wenn sie gerade in Ablösung vom Mesoblast begriffen sind« (mit andern Worten: nur Zellen, deren Zusammenhang mit dem Mesoderm nachweisbar ist, kann man als Gefäßzellen bezeichnen), so scheint mir das etwas zu weit gegangen. Das Mesoderm ist so locker, daß man oft, auch an Stellen, wo nie Gefäße entstehen, Zellen findet, die aussehen, als ob sie sich von

[1]) Der dritte Kern ist erst auf dem nächsten Schnitte angeschnitten.

ihm ablösten, ohne daß dieses zu geschehen braucht. Solche Zellen aber darf man wohl kaum ohne weiteres als Gefäßzellen bezeichnen. Dieses gilt besonders von der in der RÜCKERTschen Abbildung 896 mit *hz* bezeichneten Zelle, die eine Herzzelle sein soll.

Dieses führt mich zu dem schwierigsten Teile, zur Frage nach der Herkunft der ersten Herzzellen, eine Frage, auf die ich auf Grund der Befunde am normalen Material allein, trotz größter darauf verwendeter Mühe, oder vielleicht gerade deswegen, eine entscheidende Antwort nicht geben kann. Ich will daher hier die Momente, die die im experimentellen Teile bestätigte Auffassung stützen, besonders betonen.

Die netzartig verbundenen Gefäßzellenstränge dringen zwischen Entoderm und Splanchnopleura gegen die Embryonalanlage zu vor, in die sie bei einem Embryo mittlerer Größe etwa auf dem hundertsten Schnitte (0,7 mm mit Berücksichtigung der Paraffinverkürzung etwa 1 mm) hinter dem vorderen Körperende gelangen, um hier die Herzzellen zu bilden.

Diese Stelle ist schon an Embryonen mit 2 + 1 Urwirbeln zu erkennen, wenn auch zu dieser Zeit noch keine Herzzellen zu sehen sind. Sie kennzeichnet sich dadurch, daß hier das Entoderm etwas verdickt, und auch die Zellen der Splanchnopleura hier zahlreicher und höher sind und dichter aneinander liegen. Es ist allerdings nicht ausgeschlossen, daß dieser Zusammenhang nur ein äußerlicher und zufälliger ist, wenigstens in diesem jungen Stadium, wo die Verdickung von Entoderm und Mesoderm vielleicht nur die Vorbereitung ist zur Vereinigung mit der Gegenseite, da an diesen Stellen ja der Schluß des Kopfdarmes erfolgt, dessen ventrale Wand auch noch lange nach dem Schluß des Darmes durch ein Cylinderepithel gebildet wird. Die Gegner der Einwanderungstheorie werden sich die Tatsache der Mesodermverstärkung natürlich zunutze machen und sagen, daß sie an dieser kritischen Stelle eine Vermehrung der Zellen bedeute zu dem Zwecke, Herzzellen liefern zu können. Es wäre dies aber für die Lieferung der spärlichen ersten Herzzellen eine viel zu starke Zellvermehrung.

Fig. 13 (Taf. XI) zeigt einen Querschnitt durch einen Embryo von 3 + 1 Urwirbeln. Die Zellen der Splanchnopleura haben sich an der in Frage kommenden Stelle senkrecht zur Schicht gestreckt und bilden ein einschichtiges aber mehrreihiges hohes Cylinderepithel, dessen Grenze nach dem Cölom zu äußerst scharf, nach dem Entoderm zu weniger scharf ist. Das Entoderm ist hier nach beiden Seiten hin

ziemlich scharf begrenzt und auch zu einem Cylinderepithel verdickt. Beide Keimblätter sind an dieser Stelle noch gerade gestreckt. Aus dem Umstande, daß die Grenze der Splanchnopleura gegen das Entoderm weniger scharf ist als gegen das Cölom, kann man auf die etwaige Zellenabgabe gar nichts schließen, denn dieses ist eine allgemeine Eigenschaft des Mesoderms und läßt sich auch zwischen Somatopleura und Ectoderm zeigen. Daß ferner in einem mehrreihigen Cylinderepithel Zellen, die ihren Kern weit an der Oberfläche haben, den Eindruck erwecken können, als ob sie aus jenem austreten, obwohl sie dieses niemals tun, leuchtet auch ein, besonders wenn der oberflächliche Teil der Zelle sich in der Ebene des Keimblattes etwas mehr ausdehnt, was bei embryonalen Cylinderepithelien nicht selten der Fall ist.

In Fig. 10 Taf. X ist ein der Fig. 13 Taf. XI benachbarter Schnitt abgebildet. Die protoplasmatische Verbindung der darauf befindlichen Gefäßanlagen mit der Peripherie ist nachweisbar. Man kann also annehmen, daß sie durch Vorwachsen von den Blutinseln hierher gelangt sind. Diese Gefäßzellengruppe liegt bereits in unmittelbarer Nähe der Verdickungen von Entoderm und Splanchnopleura, also an der Einwanderungsstelle der Herzzellen. Von ihr aus glaube ich eine Verbindung mit einer zwischen den erwähnten Keimblättern gelegenen Herzzelle nachweisen zu können. Wenn diese Verbindung besteht, so ist dieses allerdings noch kein scharfer Beweis dafür, daß jene Zelle wirklich von der betreffenden Gruppe aus eingewandert ist. Außerdem gilt das, was von der Schwierigkeit des Nachweises des Zellzusammenhanges oben gesagt wurde, in erhöhtem Maße für diese Untersuchungen, weil Splanchnopleura und Entoderm in dem fraglichen Stadium so eng aneinander liegen, daß die Protoplasmafortsätze sich eng an das Mesoderm oder Entoderm anlegen und dann nur mit vieler Mühe, vielfach aber wegen der unscharfen Begrenzung des Mesoderms gar nicht erkannt werden können. Ihr Vorhandensein aber zu leugnen, nur weil man sie nicht überall nachweisen kann, scheint mir übereilt. Immerhin kann die Möglichkeit nicht ausgeschlossen werden, daß sich Herzzellen bilden können, ohne Zusammenhang mit der Peripherie zu haben. Darauf weist die Tatsache hin, daß man auch Dotterträger hier findet (Taf. X Fig. 14). Auch wird diese Annahme dadurch bestärkt, daß die Zellen, deren Zusammenhang mit der Peripherie am schwersten bzw. gar nicht festzustellen ist, am dotterreichsten sind.

Man sieht also, daß das Zellmaterial der Herzanlage aus der

Peripherie, d. h. aus dem dotterhaltigen Entoderm stammt, ganz gleichgültig, ob man annimmt, daß Zellzüge hier eingewandert, oder daß Dotterträger hierher gelangt sind und die Herzzellen geliefert haben.

An einem andern Embryo, den Fig. 15 (Taf. XI) im Querschnitt zeigt und der im Alter zwischen 3 + 1 und 4 + 1 Urwirbeln liegt (kurz mit > 3 + 1 bezeichnet), hat sich die Splanchnopleura nach dem Cölom zu etwas gewölbt, so daß ein etwas größerer Spaltraum zustande kommt, in dem die Herzzellen liegen. Naturgemäß sind hier die Verbindungen zwischen den Herzzellen relativ leichter festzustellen, als bei dem oben besprochenen Stadium. Für die Demonstration ist der Embryo aber immer noch nicht geeignet, und ich wähle zu diesem Zwecke einen Hühnerembryo von 5 Urwirbeln (Taf. X Fig. 16), der auch etwas anders konserviert ist, nämlich mit Alkohol-Chloroform-Eisessig. Man sieht, wie die einzelnen Zellen durch ziemlich starke, hier fast durchgängig doppelt ausgebildete Protoplasmafortsätze verbunden sind. Geht man in der Serie nach hinten, so rücken die Zellen weiter hinaus in die Keimscheibe, weiter vorn dagegen findet man sie tiefer im Embryo. Es erweckt also den Eindruck, als ob sich eine Zellplatte von hinten und lateral in die Embryonalanlage eingeschoben habe. In späteren Stadien findet man diese Zellplatten nicht mehr, vielmehr zeigen sich in einer Höhlung, die einerseits von dem gestreckten Entoderm, anderseits von der stark verdickten und nach dem Cölom zu halbkreisförmig ausgebuchteten Splanchnopleura »mesenchymatös« [1]) zusammengelagerte Zellen. Mollier betont, daß man vor der Vereinigung dieser paarigen Herzanlage ein Gefäßlumen bei Vögeln nicht fände. Dieses ist für die größte Anzahl der Fälle richtig, doch kommt es nicht selten vor, daß man durch eine größere Anzahl von Schnitten einen Gefäßhohlraum nachweisen kann, der dann plötzlich wieder »mesenchymatös« unterbrochen ist.

Wenn ich die Gefäßzellen an der bewußten Stelle als Herzzellen bezeichnet habe, so ist das eigentlich nicht genau, denn man kann nicht feststellen, ob diese Zellen später wirklich das Herz bilden. So ist es z. B. möglich, vielleicht sogar wahrscheinlich, daß sie nicht an der Stelle liegen bleiben, sondern noch weiter in den Embryo vordringen und sich vielleicht an der Bildung der Aorten beteiligen. Es kommt aber bei der Bezeichnung weniger auf die Identität der Zellen als auf die Topographie an, der Art, daß die Glieder dieses

[1]) Mollier, Die erste Anlage des Herzens. Hertwig, Handbuch der Entwicklungsgeschichte. Bd. I. S. 1042. Ich übernehme den Ausdruck, gebrauche ihn aber nur im Sinne von »mesodermähnlich«.

Zellzuges an der betreffenden Stelle das Herzendothelrohr liefern, gleichgültig, ob es später noch dieselben Zellen sind oder nicht. Ferner könnte man die Zellen vielleicht auch Venenzellen, d. h. Zellen der Vena omphalomesenterica nennen; denn einen Unterschied zwischen dieser Vene und dem Herzen kann man erst machen, wenn sich das Herzendothelrohr (bei normalen Embryonen nach der Verschmelzung der beiden Venae omphalomesentericae bzw. der paarigen Herzanlagen) blasig erweitert hat.

Ist das Stadium der doppelten, »mesenchymatösen« Herzanlage erreicht, deren eine Hälfte man zusammen mit der halbkreisförmig ausgebuchteten Splanchnopleura kurz als »Herzhälfte« bezeichnen könnte, so ist der Darmschluß bereits stark vorbereitet, der an dieser Stelle bei Embryonen mit 6 + 1 Urwirbeln beginnt. Es verschmilzt zunächst das Entoderm und trennt sich nach der Verschmelzung so, daß die beiden proximalen Teile vereinigt dorsalwärts rücken und die ventrale Darmwand bilden, die distalen Teile, ebenfalls vereinigt, ventral bleiben und so dem Mesoderm beider Seiten Gelegenheit geben, zu verschmelzen, was ventral vom Herzendothelrohr bei einem Embryo von 7 + 1 Urwirbeln geschehen ist (Taf. XI Fig. 17). Die inneren Herzhäutchen legen sich nun aneinander und verschmelzen bald, während gleichzeitig das Lumen durchgängig wird, so daß bei 9 + 1 Urwirbeln ein einheitlicher Schlauch da ist, der schon eine S-förmige Krümmung annimmt (Fig. 18). In diesem Stadium ist auch das durch Verschmelzung der Splanchnopleura vorübergehend gebildete ventrale Mesocard (Fig. 17) schon vollständig verschwunden.

Es entsteht also das Herz als ein Produkt der Herzhälften bzw. der Venae omphalomesentericae, die sich ihrerseits aus von der Peripherie, dem Dotterwall, stammenden Zellmaterial zusammensetzen.

Daß diese Theorie richtig ist, beweisen auch zahlreiche Mißbildungen und besonders Doppelbildungen. Eine der schönsten dieser Art habe ich im Februar 1907 konserviert. Eine Abbildung ist in Fig. 37 (Taf. XIII) gegeben. Die beiden Embryonen liegen fast genau in einer Richtung (der Längsachse des Eies parallel). Der Darm ist nicht zum Verschluß gekommen, so daß auch die Venae omphalomesentericae jedes Embryo nicht zur Verschmelzung kommen konnten. Dagegen hat sich jedesmal die linke Vena omphalomesenterica des einen mit der rechten des andern verbunden, so daß auf jeder Seite der beiden Köpfe ein beiden Embryonen gemeinsam gehörendes Herz sich entwickelte, während sich an der gewöhnlichen Stelle keine Herzen befinden.

Experimenteller Teil.

Auf Grund der bei den Untersuchungen an normalem Material gewonnenen Anschauung unternahm ich eine Reihe von Experimenten.

Nachdem einige Versuche, die Vereinigung der beiden Herzanlagen zu verhindern, mißglückt waren, und es allzu schwierig, wenn nicht unmöglich erschien, brauchbare Resultate zu erhalten, verzichtete ich zunächst darauf, einen Embryo mit mehreren Herzen zu erzeugen. Ich beschränkte mich vielmehr anfangs darauf, die Bildung der einen Herzhälfte zu unterdrücken und die Entwicklung und Weiterbildung der andern zu beobachten.

Ich suchte also die Gefäßbildung der einen Hälfte des Embryo zu verhindern, indem ich ihre erste Anlage vernichtete. Gleichzeitig mit mir hat Dr. Hahn in München, wie ich aus der Rückertschen Arbeit entnehme, ähnliche Versuche gemacht. Er geht von der von Rückert entwickelten Anschauung aus, daß die Blutinseln aus dem vom hintersten Ende des Primitivstreifens auswachsenden Mesoderm hervorgehen, und vernichtet deswegen die eine Hälfte des hinteren Primitivstreifenendes. Unzweideutige Resultate hat er, soweit ich unterrichtet bin, nicht bekommen und konnte sie nach meiner im deskriptiven Teil entwickelten Ansicht auch nicht erhalten. Er hat nur in einem Falle einen Embryo erhalten, der auf der operierten Seite fast keine Gefäße hatte. Solche Embryonen habe ich mehrfach erhalten, aber weil sie für mich unbrauchbar waren, weggeworfen, denn in diesen Fällen war die Operation ungenügend, d. h. das gefäßbildende Material, der Keimwall, auf der betreffenden Seite nicht vollständig entfernt gewesen. Es zeigte sich nämlich im Verlauf der Versuche bald, daß es nicht genügte, nur die vorhandenen Blutinseln, d. h. die Gegend, wo sie in dem betreffenden Stadium vorhanden sind, zu vernichten, sondern daß man den ganzen Keimwall der betreffenden Seite zerstören oder durch eine Narbe abtrennen mußte.

Diese Experimente sind wegen der Tiefe des Eingriffes, soviel ich weiß, neu, und die Versuchsanordnungen von Kopsch und andern waren nicht anwendbar oder mußten doch stark abgeändert werden.

Wenn ich im folgenden etwas näher auf die Technik eingehe, so hat dieses nicht nur den Zweck, den Leser hierüber zu orientieren, sondern ich will damit auch zeigen, daß man auf die verschiedenste Art zu demselben Ziele gelangen kann.

Zu allen Versuchen wurden ausschließlich Hühnereier verwendet. Anfangs wurde an unbebrüteten Keimscheiben gearbeitet. Ein dünner Platindraht wurde zu einer Schleife gebogen, deren Krümmung ungefähr der des Randes der unbebrüteten Keimscheibe entsprach. Diese Schlinge, in passender Fassung, wurde unter Vorschaltung eines Schlüssels und eines Flüssigkeitswiderstandes an die Starkstromleitung angeschlossen. Der Strom wurde so stark gewählt, daß der Draht, wenn man ihn an der Luft zum Glühen gebracht hätte, gerade noch durchgebrannt wäre. In die Eischale wurde ein Loch von 7 bis 10 mm Durchmesser gebrochen. Dann brachte ich die Glühschlinge an den seitlichen und unteren Rand der Keimscheibe und schloß den Strom auf kurze Zeit. Die operierten Eier wurden nach Peebles[1]) mit Schalenstücken eines andern Eies verschlossen, 48 bis 60 Stunden bebrütet und dann konserviert. Von diesen Versuchen stammt der Embryo A, den ich weiter unten mit den übrigen künstlichen Mißbildungen beschreiben will.

Hier sei erwähnt, daß bei späteren Versuchen die operierten Eier außer auf die eben angedeutete Art noch mit dem Gerlachschen Embryoskop erfolgreich verschlossen wurden.

Da ich nach wenigen Versuchen dieser Art merkte, daß die Embryonen nicht immer an der beabsichtigten Stelle verletzt waren, ging ich dazu über, an 12 Stunden bebrüteten Keimscheiben zu operieren, an denen ich am Primitivstreifen oder an der Form der Area pellucida die Lage der Embryonalanlage feststellen konnte. Hierbei mußte ich konstatieren, daß der Embryo durchaus nicht immer die typische Lage hatte, sondern daß seine Längsachse oft einen atypischen Winkel mit der des Eies bildete. Manchmal hatte er sogar eine der typischen entgegengesetzte Lage, d. h. links von ihm lag der spitze, rechts der stumpfe Pol des Eies. Ich erwähne dieses, weil Peebles behauptet, eine atypische Lage sei eine große Seltenheit und dann der Embryo nicht normal. Allerdings konnte Peebles an Material arbeiten, das nicht den geringsten Transport hatte überwinden müssen, während die von mir bearbeiteten Hühnereier immer erst transportiert worden waren.

Die Brandoperation wurde am seitlich-hinteren Rande der Area pellucida ausgeführt. Die Eier bebrütete ich dann noch etwa 36 Stunden und konservierte sie dann.

---

[1]) Peebles, The location of the chick embryo upon the blastoderm. Journ. of Exper. Zoölogy.

Bei diesen Versuchen machte sich der Umstand störend bemerkbar, daß die Dotterhaut oft verletzt wurde, und der austretende Dotter die Embryonalanlage zerriß, ganz abgesehen davon, daß solche Löcher die Konservierung äußerst erschweren. Um diesem Nachteile aus dem Wege zu gehen, wurde die Schädigung durch Auflegen von mit Paraffin überzogenen Kupferdrahtstückchen bewirkt. Besser als diese wirkten noch kleine galvanische Elemente. (Es wurde ein 12 mm langes Stück Eisendraht mit einem ebenso langen Stück Kupferdraht parallel zusammengelegt, an einem Ende verlötet und diese Lötstelle lackiert.) Diese kleinen Elemente wurden so aufgelegt, daß das Kupfer nach dem Embryo zu lag. Die Schädigung war intensiv und scharf begrenzt. Ein Nachteil war nur die große Verschieblichkeit und später das leichte Festkleben der aufgelegten Drähte auf der Dotterhaut und der Keimscheibe. Auch mit dieser Methode wurden günstige Resultate erzielt. Noch besser bewährte sich folgende Methode. Die Enden der sekundären Spule eines kleinen Induktionsapparates wurden mit zwei Elektroden verbunden. Die indifferente Elektrode bestand aus einem Messingblechstreifen 10 × 60 mm, der, halbkreisförmig gebogen, in das Ei unter den Dotter geschoben werden konnte. Die differente Elektrode war ein mit einer Platinspitze versehener Draht, der zur besseren Handhabung durch eine ausgezogene Glasröhre geschoben und mit Paraffin umgossen war. Nach einigen Versuchen ergab es sich, daß es nicht nötig war, die indifferente Elektrode in das Ei einzuschieben, sondern es genügte, sie in ein Gefäß mit Kochsalzlösung zu legen und das Ei in diese zu tauchen. Die differente Elektrode wurde bei der Operation in langsamem Striche über die zu schädigende Stelle geführt.

Die besten Wirkungen aber bekam ich, wenn ich diese beiden Elektroden statt an einen Induktionsapparat direkt an die Starkstromleitung unter Vorschaltung einer Glühlampe anlegte.

Bei allen oben beschriebenen Methoden wurde zwar nicht aseptisch, aber doch möglichst reinlich gearbeitet, so daß Verluste, durch Bakterien verursacht, so gut wie nicht vorkamen. Wichtig für die Bebrütung der operierten Eier ist nur, daß sie, wenn es die Operationsmethode erlaubt, von Zeit zu Zeit gewendet werden. Dann vertrocknet die Keimscheibe nie und klebt auch nicht an den Rändern des in die Eischale gebrochenen Fensters an.

Ich komme nun zur Beschreibung der erhaltenen Mißbildungen.

Der Embryo A ist nur durch einen besonderen Glücksumstand erhalten worden, da die Operation am rechten hinteren Rande der

noch unbebrüteten Keimscheibe stattfand. Hierauf wurde er noch 50 Stunden bebrütet und dann konserviert. Fig. 19 (Taf. XII) zeigt die Totalansicht. Der Embryo, der 8 + 1 Urwirbel zeigt, liegt am Rande eines großen Loches. (Solche Löcher bilden sich sehr leicht, besonders bei Brandoperationen. Sie sind auch von KOPSCH erwähnt, der sie bei seinen nur punktförmigen Verletzungen oft erhielt.) Dem Rande des Loches entsprechend ist der Embryo etwas gekrümmt. Die Urwirbelregion liegt normal horizontal, während sich der Kopf nach rechts umgelegt hat. Er hat sich von der Keimscheibe etwas abgehoben, d. h. der vorderste Teil des Darmes ist geschlossen. Das Hirn- und Medullarrohr ist zum größten Teil offen geblieben und hat sich nur ganz vorn geschlossen. Links sieht man neben der stark verschmälerten Area pellucida Blutinseln in normaler Ausdehnung. Während rechts sich nur am hintersten Ende Blutinseln gebildet haben. Wenn ich nun erwartet hatte, an diesem Embryo ein einseitig entwickeltes Gefäßsystem zu finden, so sah ich mich getäuscht, denn, wie Fig. 20 (Taf. XI) zeigt, hat der Embryo auf beiden Seiten eine recht schön ausgebildete Aorta. Dagegen fehlen auf der operierten Seite die Dottervenen und die Herzhälfte vollständig. Auf der andern Seite sieht man, wie Fig. 21 zeigt, eine kräftig entwickelte Herzhälfte mit starker Mesodermschicht umgeben, die man in Beziehung auf ihre Größe und wohl auch auf ihre funktionelle Bedeutung einem Herzen nach der Vereinigung der Hälften für gleichwertig halten kann. Man vergleiche hierzu den deskriptiven Teil vorliegender Arbeit und besonders die Arbeit MOLLIERS über die erste Anlage des Herzens, der ausdrücklich betont, daß bei Vögeln ein durchgehendes Lumen vor der Vereinigung der beiden Herzanlagen nicht vorhanden ist. Im vorliegenden Falle kann man sich aber an der Serie leicht überzeugen, daß das Lumen von der Area opaca bis in die Gegend der Aortenteilungsstelle durchgängig ist, was für die Bewertung der Herzhälfte von großer Bedeutung ist. Die oben erwähnten Blutinseln der rechten Seite, die nur hinten nachzuweisen sind, haben nach vorn in die Herzgegend keine Gefäße entsandt. Als Grund hierfür möchte ich angeben, daß die zweite Herzhälfte eben nicht nötig war. Auf der operierten Seite wurde die Anlage der Gefäße durch den Eingriff verzögert, so daß die andre Seite Zeit hatte, eine Herzhälfte zu bilden, die einem ganzen Herzen gleichwertig war; nunmehr war die Bildung der zweiten Herzhälfte unnötig und unterblieb. Dafür gelangten Gefäßzellenzüge von den Blutinseln zur Aorta und stellen somit wahrscheinlich die erste Anlage der Arteria omphalomesenterica

dar. In Fig. 19 (Taf. XII) ist der Hauptgefäßzug nach der Serie rekonstruiert punktiert eingetragen. Man sieht also, daß, wenn man bei der Annahme bleibt, daß die intraembryonalen Gefäße durch das Auswachsen aus den andern entstehen, das einseitig gebildete Herz imstande war, beide primitiven Aorten zu bilden.

Ähnliche Verhältnisse, nur noch schöner ausgebildet, zeigt der Embryo G, der wegen eines weiter unten zu besprechenden Umstandes besonderes Interesse erregt. Die Keimscheibe wurde zunächst 16 Stunden bebrütet, dann an der rechten Seite operiert, noch 44 Stunden bebrütet und dann konserviert. Im Gesamtbilde Fig. 22 (Taf. XII) zeigt er ein ziemlich normales Aussehen. Auch er liegt am Rande eines Loches. Eine größere Anzahl von Urwirbeln ist entwickelt, die jedoch nicht genau festgestellt werden konnte, weil der Embryo eine Torsion um die Längsachse erlitten hatte und am hinteren, sich stark verjüngenden Ende viel geronnenes Eiweiß hing. Das Hirn- und Medullarrohr ist mit Ausnahme des allerhintersten Teiles durchweg geschlossen und vollständig normal. Der Darm ist auf eine dem Alter des Embryo entsprechende Länge geschlossen. Beim Verfolgen der Serie findet man ein prächtiges Herz von normaler Größe auf der nicht operierten Seite, dessen schon stark S-förmige Krümmung man schon aus dem einen in Fig. 23 (Taf. XI) abgebildeten Schnitt ersehen kann, der in unmittelbarer Nähe der vorderen Darmpforte liegt. Auch die Aorten sind beiderseits sehr schön ausgebildet und zwar nicht nur auf diesem Schnitte, sondern durch die ganze Serie, wie man es bei normalen Embryonen diesen Stadiums zu sehen gewöhnt ist. Nur die Aortenbogen zeigen ein etwas weiteres Lumen als gewöhnlich, worauf aber kein besonderes Gewicht gelegt zu werden braucht. Überhaupt ist auch die operierte Seite sehr schön entwickelt und zeigt das zum Bau des Embryo verwendete Mesoderm in normaler Menge.

An der Stelle nun, wo man die zweite Herzhälfte bzw. die Vena omphalomesenterica erwartet hätte, sieht man zwischen Entoderm und Mesoderm einen rundlichen Zellhaufen (*Z*), der ganz den Eindruck einer Blutinsel macht. Verfolgt man diese Masse nach vorn und hinten, so erhält man von Zeit zu Zeit Bilder, die genau mit denen übereinstimmen, die Blutinseln geben, die in der Bildung bluthaltiger Gefäße begriffen sind. Vor der vorderen Darmpforte kann man eine Verbindung mit dem »Herzen« der andern Seite nachweisen. Es macht also den Eindruck, als ob hier eine autochthone Bildung eines Gefäßes stattgehabt hätte. Dieses ist auch tatsächlich

der Fall, nur nicht im Sinne derer, die behaupten, daß alle größeren Gefäße in loco entständen. Es kommt hier vielmehr eine Zufälligkeit in Betracht, die nachzuweisen mir in diesem Falle glücklicherweise gelang. Verfolgt man nämlich die Serie durch eine größere Anzahl von Schnitten nach hinten, so sieht man diesen Blutinselstrang in ein kleines Divertikel übergehen, das an der Stelle liegt, wo Entoderm und Ectoderm vernarbt sind. Dieses Divertikel, das Fig. 24 (Taf. X) darstellt, enthält noch reichlich in Resorption begriffenen Dotter. Hieraus ersehen wir, daß es bei der Operation nicht gelungen war, die Area opaca vollständig zu entfernen, es waren vielmehr noch Keimwallreste central von der Narbe geblieben. Hierzu kommt eine starke Verschmälerung der Area pellucida, wie sie ja stets an den operierten Embryonen beobachtet wurde. Durch diese Umstände war es möglich, daß die Keimwallreste in den Embryo einbezogen wurden. Da wir nun im ersten Teile gesehen haben, daß sich die Blutinseln aus Dotterzellen entwickeln, so ist es erklärlich, wenn sich hier Blutinseln und Gefäße im Embryo scheinbar in loco entwickelt haben. Es bestärkt dieser Embryo also keineswegs die Theorie von der lokalen Entstehung der Gefäße im Embryo, sondern ist vielmehr, besonders mit dem Embryo C zusammen, ein Beweis für die Entstehung der Blutinseln aus den Dotterzellen.

Embryo H wurde vor der Operation 20 Stunden, nach der Operation 40 Stunden bebrütet, die Schädigung hat vorn die Hälfte des Hirnrohres mit ergriffen. Dieses ist infolgedessen weit offen geblieben. Vom Medullarrohr ist etwas mehr erhalten geblieben, was man aus der Lage der Chorda dorsalis schließen kann. Das einseitig gebildete Herz hat noch stärkere S-förmige Krümmung als im vorhergehenden Falle. Dieses ist aus dem Schnitt, der in Fig. 25 (Taf. XI) abgebildet ist, und in dem die innere Wand der ersten Biegung gerade flach geschnitten ist, deutlich zu erkennen. Man sieht also, daß selbst bei diesem sonst sehr stark geschädigten Embryo ein vollständiges Herz sich aus der Herzhälfte entwickelt hat. Allerdings ist in diesem Falle nur eine Aorta zur Entwicklung gekommen.

Etwas schwieriger sind die Verhältnisse bei dem Embryo D zu beurteilen. Der in Fig. 26 gegebene Schnitt zeigt, daß das Herz hier bereits eine vollständig geschlossene, cylinderförmige Mesodermhülle erhalten hat, die schon eine ziemliche Dicke erreicht hat. Das bedeutet zweifellos eine äußerst weite Entwicklung. Anderseits sind die Kommunikationen mit der Aorta schwierig nachzuweisen. Sucht man nach einem Grund dafür, so bietet die außerordentlich erweiterte,

gelegentlich eingeschnürte Aorta einen Anhalt; wahrscheinlich war in einem jüngeren Stadium ein durchgehendes Lumen vorhanden. Dann sind, weil der Embryo im ganzen sehr stark geschädigt ist, Stauungen aufgetreten, worauf die blasenförmigen Erweiterungen der Gefäße hindeuten; und diese Blasen haben schließlich Abklemmungen hervorgerufen, die also wohl nicht ihre Ursache in der einseitigen Entstehung des Herzens, sondern in der allgemeinen Deformation des ganzen Embryo haben.

Was schließlich den Embryo E anlangt, so gebe ich von ihm überhaupt keine Abbildung, die Herzhälfte ist nur kümmerlich entwickelt, der Embryo selbst kaum noch als solcher zu erkennen und drittens ist er abgestorben, wodurch die Bilder unklar geworden sind.

Die Reihe der bisher beschriebenen Embryonen würde zwar genügen, um darzutun, daß eine Herzhälfte oder (denn man kann hierin keinen prinzipiellen Unterschied machen) eine Vena omphalomesenterica zur Bildung eines ganzen Herzens genügt, auf die Nebenfrage aber, um die es sich hier noch handelt, ob das Material für die Gefäße tatsächlich aus der Peripherie (Keimwallelemente, Dotterzellen) stammt, vermögen sie keine eindeutige Antwort zu geben. Die Anhänger der Theorie von der lokalen Gefäßentstehung könnten nämlich einwenden, daß an der operierten Seite die ganze Area pellucida fehlt, infolgedessen auch viel Mesoderm. Es könnte also gerade das Material für die Gefäßbildung und deshalb auch die Gefäße (in diesem Falle die Herzhälfte) fehlen.

Nun besitze ich aber einen Embryo (C, Taf. XI Fig. 27). Dieser wurde nach 12stündiger Bebrütung mit Induktionsströmen in der oben beschriebenen Weise behandelt und dann noch 36 Stunden bebrütet. Die Narbe geht rechts dicht an der Grenze zwischen Area opaca und pellucida hin, so daß der größte Teil der letzteren erhalten ist. Der hintere Teil des Primitivstreifens wurde vollständig vernichtet, so daß auch am Embryo nur die vordere Hälfte entwickelt ist. An dieser fällt aber beim flüchtigen Durchmustern der Serie nichts auf, abgesehen davon, daß das Medullarrohr etwas zur Seite gedrückt erscheint. Bei näherer Prüfung der Schnitte, von denen Fig. 27 einen aus der Mitte darstellt, bemerkt man links ein schön entwickeltes Herz (Taf. X Fig. 29, *H*), rechts dagegen eine ähnliche Erweiterung, die mit einem Herzen nichts gemein hat (Fig. 28, *C*): Das Mesoderm spaltet sich hier typisch in seine beiden Blätter. Die Splanchnopleura aber ist hier im Gegensatze zur andern Seite und zum normalen Verhalten auch an der Stelle, wo die Herzhälfte zu suchen ist, sehr

dünn und legt sich dem Entoderm eng an. Zwischen Entoderm und Splanchnopleura sind auf dieser Seite in der ganzen Serie keine einzelnen Zellen oder Zellenzüge zu finden. Hier sei erwähnt, daß es sich aus der Serie leicht feststellen läßt, daß die betreffende Zellschicht wirklich die Splanchnopleura ist und nicht, wie es den Anschein erwecken könnte, die Wand eines abnorm erweiterten Gefäßes. Durch dieses glückliche Experiment wird also der oben erwähnte Einwurf, der gemacht werden könnte, entkräftet. Es ist nämlich sehr wohl die Stelle, wo sich das Herz sonst bildet, und darüber hinaus noch ein großes Stück Area pellucida vorhanden, dennoch ist aber von einer Herzhälfte nichts zu sehen, weil eben die betreffende Seite der Area opaca, aus der, wie wir oben erörtert haben, das Material für die Gefäßbildung stammt, durch die Narbe vollständig abgetrennt ist.

Dieser Embryo scheint mir besonders die Ansicht Rückerts zu entkräften, denn obgleich die ganze hintere Hälfte des Primitivstreifens in jungem Stadium vernichtet war, haben sich doch auf der Seite, wo die Area opaca unversehrt blieb, Gefäße und ein Herz gebildet, was nicht hätte geschehen dürfen, wenn jene Ansicht, auf der die Hahnschen Experimente basieren, richtig wäre.

Durch diese Erfolge ermutigt, versuchte ich es nun, durch eine lyraförmige Verletzung den größten Teil der Area opaca von dem Embryo abzutrennen, um vollständig gefäßfreie Embryonen zu erhalten. (Die ganze Region wirklich zu zerstören, habe ich nur wenige Male versucht und dann statt eines Embryo, weil die Schädigung ihn mit ergriffen hatte, einen unregelmäßigen Zellhaufen bekommen, der der Beurteilung die größten Schwierigkeiten entgegensetzte, oder sich ihr ganz entzog.)

Es ist klar, daß der doppelseitige Eingriff viel schwerer ist als der einseitige. Schon deshalb gingen viele Embryonen durch die Schädigung selbst zugrunde. Es kommt aber noch ein Punkt hinzu: Bei dem Embryo A haben wir gesehen, daß es genügte, die Gefäßbildung einer Seite hinlänglich zu verzögern, oder nur den größten Teil der einseitigen Area opaca zu vernichten, um ein einseitig entstandenes Herz zu erhalten, weil dann die Herzbildung auf der andern Seite unnötig war. Bei doppelseitigem Eingriff fällt dieser Grund weg, und deswegen muß die Abtrennung der Area opaca von der Embryonalanlage eine viel vollständigere sein. Selbst wenn nur kleine Stücke vom Keimwall an irgend einer Stelle mit der Embryonalanlage in Verbindung blieben, bildeten sich in jedem Falle

Gefäße. So habe ich oft gesehen, daß die Gefäße statt von hinten seitlich von vorn zum Embryo gelangten, und dann gewissermaßen die Venae vitellinae anteriores das Herz bildeten. Ist es nun anderseits gelungen, die Gefäße vollständig vom Embryo abzuschließen, so entwickelt sich dieser, wie leicht erklärlich, nur noch wenig weiter und stirbt dann sehr schnell ab, weil ihm die Ernährung fehlt. Wenn man nun nicht gerade das Glück hat (und ich habe es nicht gehabt), einen solchen Embryo kurz vor dem Absterben zu konservieren, so erhält man zwei Gruppen von Bildern, entweder junge Embryonen, von denen man nicht mit absoluter Bestimmtheit sagen kann, daß sie, normal entwickelt, Gefäße haben müßten, oder ältere abgestorbene, bei denen man sagen kann: Es sind wahrscheinlich keine Gefäße vorhanden, aber die Bilder sind nicht klar und deshalb nicht beweisend.

Zum Schluß versuchte ich noch einmal, durch von oben her auf den Embryo wirkenden Druck die Vereinigung der beiden Herzanlagen zu verhindern. Hierbei waren eine Reihe von Schwierigkeiten zu überwinden. Erstens mußte der Druck von einer kleinen, messerartigen Schneide ausgeübt werden. Zweitens mußte diese Schneide in bestimmter Stellung fixiert sein. Drittens mußte der Druck in gewissen Grenzen beliebig variiert werden können. Viertens durfte der Apparat nicht an der Dotterhaut festkleben, weil dieses die Konservierung der Embryonen sehr erschwert.

Es war mir von vornherein klar, daß der Apparat nicht an der Eischale befestigt werden durfte, da der Dotter leicht beweglich ist, und deshalb nie eine gute Lokalisierung der Schneide erreicht werden konnte. Man mußte vielmehr an eine Fixierung auf dem Dotter bzw. auf der Dotterhaut denken. Nach einigen Versuchen zeigte es sich, daß ein auf den Dotter aufgelegter Drahtring von 7 bis 10 mm Durchmesser seine ihm einmal gegebene Lage sehr genau beibehält; und zwar scheint mir hierbei nicht allein das äußerst geringe Gewicht des Ringes, als vielmehr hauptsächlich die Oberflächenspannung der über der Keimscheibe befindlichen, sehr dünnen Eiweißschicht der Grund der guten Fixierung zu sein. Ferner pflegt der Dotter an der Stelle, wo die Keimscheibe liegt, weniger stark gekrümmt, ja manchmal sogar etwas eingedellt zu sein, ein Umstand, der dem Ringe eine noch größere Sicherheit der Lage gewährt. An einem solchen Ringe ist nun die Schneide sehr leicht anzubringen, indem man das eine Ende des Drahtes breit schlägt, etwas länger läßt und nach

der Mitte zu umbiegt, so daß der Ring die Form der untenstehenden Figur zeigt. Um das Festkleben des Ringes an der Dotterhaut zu verhindern, überzieht man ihn noch mit einer dünnen Schicht harten Paraffins.

Zur Operation verwendet man am besten 28 bis 30 Stunden bebrütete Eier. Bei älteren Embryonen, wo die Vereinigung der beiden Herzanlagen bereits beginnt, bleibt die Operation erfolglos, während jüngere Embryonen leicht zu sehr geschädigt werden, auch kann man sich zu schwer an ihnen orientieren. Übrigens kann man sich die Orientierung erleichtern, wenn man die Eier vor dem Öffnen abkühlen läßt. Es treten dann die Embryonen etwas deutlicher hervor. Schließlich ist es noch erwähnenswert, daß man den Embryo, ohne ihm merklich zu schaden, mit einigen Tropfen einer dünnen Auflösung von Neutralrot in 0,75-prozentiger Kochsalzlösung leicht vital anfärben kann.

Die Ringe wurden nun so aufgelegt, daß die Schneide auf oder kurz hinter dem Kopfende des Embryo, mit dessen Längsachse parallel, mit leichtem Drucke auflag. Die mit Eierschalen oder mit dem Embryoskop verschlossenen Eier wurden dann noch etwa 18 Stunden bebrütet, so daß im ganzen eine Bebrütung von 48 Stunden stattfand.

Fig. 1.

2/1.

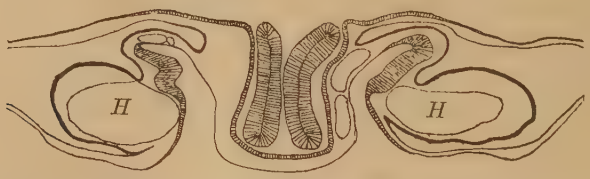
Der erste für mich brauchbare Embryo AA ist in Fig. 29 Taf. XIII abgebildet. In der Mitte sieht man einen Knoten, den ventral abgeknickten, stark beschädigten Kopf. Von ihm gehen nach oben zwei Linien aus, die Grenzlinien der mesodermfreien Zone, nach hinten zwei verwaschene, sich allmählich verlierende Streifen, die Reste der Medullarfalten. Seitlich und etwas nach hinten vom Kopfe bemerkt man zwei blasenförmige Gebilde, die mit dem mächtig entwickelten, aber Anzeichen von Stauung zeigenden Gefäßhof zusammenhängen. Diese Bläschen sind zweifellos Herzen, denn man kann in ihnen noch Reste eines Endothelrohres wahrnehmen. Bei derselben Operationsmethode erhielt ich kurz darauf die in Fig. 30 und 31 abgebildeten Embryonen BB und und DD. Auch bei ihnen ist in der Totalansicht von Kopf und Medullarrohr nicht viel zu sehen. Der Kopf ist bei beiden gleichfalls stark ventral abgeknickt und die Urwirbelregion ist durch den Druck des auf ihm ruhenden Drahtstückes vollständig zerstört bzw. gar nicht zur Entwicklung gekommen. Immerhin sind beide bedeutend besser entwickelt als der oben beschriebene Embryo AA, was

sich schon in der guten Scheidung von Area opaca und Area pellucida ausdrückt. Besonders schön sind bei ihnen aber die beiden Herzen entwickelt. In jedem Falle liegen sie vorn und seitlich vom Kopfe. In ihnen war schon bei der Ansicht in toto das Endothelrohr so gut zu sehen, daß es sogar, wenigstens in Fig. 30, von der Photographie gut wiedergegeben ist. Beide Mißbildungen unterscheiden sich eigentlich nur dadurch, daß die beiden Herzen von Fig. 31

Fig. 2.

eine Einschnürung, eine Scheidung zwischen Vorhof und Ventrikel, zeigen, während die von Fig. 30 einen gleichförmigen Sack darstellen. Durch beide Mißbildungen wurde eine Serie gelegt. Diese Serien zeigten so große Ähnlichkeit, daß ich mich darauf beschränken kann, nur aus einer von ihnen zwei Schnitte (Textfig. 2, 3) abzubilden und zwar von dem Embryo BB, weil die Bilder bei ihm wegen der fehlenden Einschnürung zwischen Vorhof und Ventrikel einfacher sind. Der zuerst abgebildete Schnitt geht dicht vor dem vorderen Kopfende durch beide Herzen. In der Medianebene ist nur Ectoderm

Fig. 3.



und Entoderm, also die mesodermfreie Zone angeschnitten. In der Gegend der Herzen folgen von oben nach unten aufeinander: Ectoderm, Somatopleura, äußeres, inneres Herzhäutchen, inneres, äußeres Herzhäutchen, Splanchnopleura, Entoderm. Da auf einer großen Anzahl von Schnitten das äußere Herzhäutchen mit dem übrigen Mesoderm keinen Zusammenhang hat, und dieser Zusammenhang erst viel weiter hinten (wie die Textfig. 3 zeigt) vorhanden ist, so folgt, daß das äußere Herzhäutchen blindsackförmig in die primäre Leibeshöhle nach vorn zu eingestülpt ist. Der zweite Schnitt (Textfig. 3) zeigt ein Bild, wie ich es an Embryonen mit einseitig entwickeltem Herzen

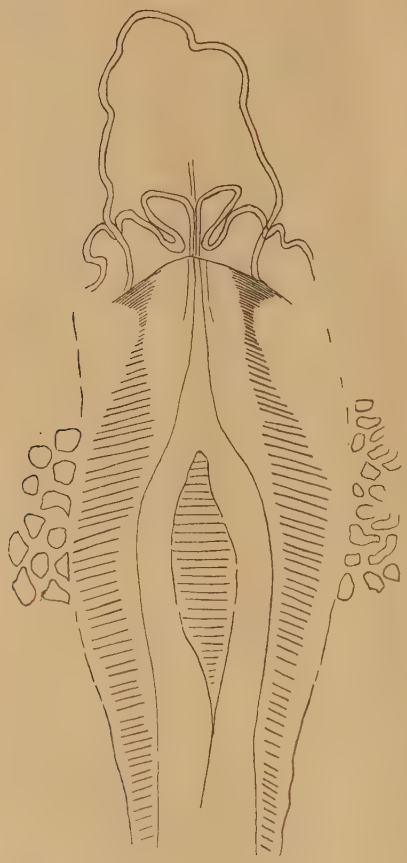
zu sehen gewohnt war, nur daß hier auf jeder Seite ein Herz entwickelt ist. Das Medullarrohr ist, weil die Schneide bei der Operation auf ihm geruht hat, offen geblieben und, da der Schnitt durch den von der Keimscheibe abgehobenen Teil des Kopfes geht, hier auch unten nicht zusammenhängend. Der Darm ist vollständig offen geblieben. Immerhin hat sich auf jeder Seite dorsal und medial vom Herzendothelrohr eine Verdickung des Entoderms gebildet, die den histologischen Bau der ventralen Darmwand hat. Diese (zwei nach seitlich und vorn gehende Darmdivertikel begrenzenden) Verdickungen sind auch im Totalbilde (Fig. 30) als zwei neben dem Kopfe und medial von den Herzen liegende, nach vorn konvergierende dunkle Streifen zu erkennen. In dem abgebildeten Schnitte sieht man beiderseits außerdem noch einige Gefäßlumina, links gerade an der Übergangsstelle der ventralen in die dorsale Darmwand, rechts an der dorsalen Darmwand, und zwar das untere schon in der typischen Lage der Aorta descendens. Wir haben es also hier mit Anschnitten der Aortenbogen zu tun. Die absteigenden Aorten kann man noch durch eine Anzahl Schnitte hindurch verfolgen, bis in die Gegend, wo der Embryo gänzlich zerstört ist.

Daß derartige Mißbildungen, von denen ich übrigens noch eine ganz ähnliche erhielt, nur eine sehr beschränkte Lebensdauer haben können, ist selbstverständlich, und zwar wohl nicht deshalb, weil die Herzen funktionsunfähig wären, sondern weil die übrigen Organe eine so tiefgreifende Schädigung erlitten haben. Ich versuchte daher, den Druck nur an der einen Stelle wirken zu lassen, wo die Vereinigung der Herzanlagen normalerweise zustande kommt. Dieses erreichte ich dadurch, daß ich die Schneide nur sehr kurz (etwa $^3/_4$ mm) machte und das sie tragende Drahtstück nach dem Embryo zu konkav bog. Ich hoffte, auf diese Weise wenigstens etwas von der Urwirbelregion unversehrt zu erhalten. Durch diese Verfeinerung der Methode wurde die Operation erklärlicherweise bedeutend erschwert, da ein gutes Resultat nur erzielt werden konnte, wenn die Schneide sehr genau aufgelegt war, so daß hierdurch der Prozentsatz der gelungenen Operationen bedeutend herabgedrückt wurde. Auch wählte ich den wirksamen Druck bedeutend schwächer, um die Herzen nicht zu weit von der normalen Lage abzudrängen und den Embryo möglichst wenig zu schädigen.

Ich erhielt zwei Gruppen von Mißbildungen: Die zuerst zu besprechenden haben eine Spina bifida. Die Figur 32 (Embryo EE) und die Textfigur 4 (Embryo HH) zeigen zwei Beispiele. Beim

ersteren sind die ersten Urwirbel angedeutet, was jedoch die Photographie nicht wiedergibt, beim letzteren war von Urwirbeln nichts zu sehen. Die Herzen liegen kurz vor der vorderen Darmpforte, wie gewöhnlich, nur sind die Vorhöfe und die Ventrikel, ja sogar, wie die Serie zeigt, die Aortenstämme vollständig getrennt. Die Textfigur 5 zeigt einen Schnitt durch den Embryo FF der Figur 33. Dieser bildet den Übergang zur zweiten Gruppe, weil er keine Spina bifida, sondern, wie aus Fig. 33 zu ersehen ist, ein ganz gut ausgebildetes Medullarrohr und einige Urwirbel hat. Die Herzen und die Schnitte durch die Herzgegend unterscheiden sich aber in keinem prinzipiellen Punkte von denen der ersten Gruppe, speziell von denen des Embryo HH, durch den ich auch eine Schnittserie legte. Nur ist letzterer abgestorben, und deshalb zog ich es vor, hier einen Schnitt durch jenen zu geben. Es muß hier erwähnt werden, daß die Gebilde dorsal von der dorsalen Darmwand etwas schematisiert wurden. Besonders die Grenzen des Medullarrohres und der Chorda dorsalis gegen das Mesoderm hin waren nicht so scharf wie in der Figur angegeben, so daß diese Organe in der Gegend der Herzen ein etwas verwischtes Aussehen hatten. Als Ursache hierfür ist wiederum der auf dieser Gegend lastende Druck der Schneide zu bezeichnen.

Fig. 4.

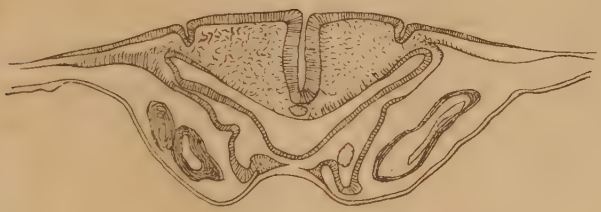


Vorhöfe und Ventrikel der Herzen liegen im Cölom, und die Herzschläuche zeigen eine stark S-förmige Krümmung. Die aufsteigenden Aorten haben den normalen Verlauf, während die absteigenden unter der Einwirkung des Druckes sich nicht gut entwickeln konnten.

Die zweite Gruppe hat eine gut ausgebildete Urwirbelregion. Das Hirn- und Medullarrohr ist geschlossen, der Kopf, wie gewöhnlich, von der Keimscheibe abgehoben, und die beiden Herzen sind viel schöner und weiter entwickelt als bei den bisher beschriebenen. Die beiden schönsten Embryonen dieser Art (GG und JJ) zeigen Fig. 34 und 36. Kopf und Herzen von GG sind noch einmal in 50facher Vergrößerung in Fig. 35 dargestellt.

Der Embryo GG weicht nicht allzusehr vom normalen Aussehen ab. Der Kopf erscheint etwas verkürzt, weil das distale Stück des Hirnrohres etwas geschädigt ist. Das Medullarrohr ist dort, wo der Druck ausgeübt wurde, geschlängelt, und die Urwirbel sind an dieser Stelle nicht zur Entwicklung gekommen. Immerhin kann man noch

Fig. 5.



10 Urwirbelpaare zählen. Der Gefäßhof sieht sehr gut aus, und wenn schon etwas Stauung vorhanden war, muß sie sehr gering gewesen sein. Die beiden vollständig voneinander getrennten Herzen sind sehr schön entwickelt. Beide haben etwa die Größe eines normalen Herzens in diesem Alter und zeigen S-förmige Krümmung. Besonders stark ist diese bei dem rechten Herzen ausgebildet (in der Figur links, weil der Embryo von der Bauchseite aus photographiert wurde). Beim linken Herzen ist dafür in der Figur das Endothelrohr besser zu sehen. Interessant wäre es, das hier gewiß sehr gut ausgebildete Gefäßsystem auf einer Serie zu verfolgen. Ich habe mich aber nicht entschließen können, diesen und den hierauf zu beschreibenden Embryo zu schneiden, weil es die beiden einzigen, wirklich schönen Beispiele von künstlich erzeugten Doppelherzen sind, und mir die Totalpräparate zunächst doch wichtiger sind. Vermuten möchte ich, daß in diesem Falle ein gemeinsamer Truncus arteriosus besteht, der sich in zwei aufsteigende Aorten teilt, doch kann ich hierüber vorläufig nichts Bestimmtes aussagen.

Der Embryo JJ (Fig. 36) wurde an der gewissen Stelle einem etwas stärkeren Drucke ausgesetzt, hingegen war die wirksame

Schneide nur $^1/_2$ mm lang. Als Wirkung des stärkeren Druckes hat man es aufzufassen, wenn der Kopf ein wenig aus seiner normalen Lage herausgebracht, das Hirnrohr etwas geschlängelt ist, und die beiden Herzen etwas seitlich und nach vorn abgedrängt sind. Im übrigen hat der Embryo ein vollständig normales Aussehen. Man zählt 12 + 1 sehr schön entwickelte Urwirbel. Area pellucida und opaca haben völlig normale Ausdehnung und Form. Beide sehen gänzlich normal aus und zeigen keinerlei Spuren von Stauung. Das linke Herz (in der Figur rechts) kommt ganz zur Ansicht, weil der Kopf etwas nach der andern Seite verlagert ist. Die Krümmung beginnt erst, während sie beim rechten Herzen schon stark ausgebildet ist. Dieses ist auf der Figur nicht so gut zu erkennen, weil ein großer Teil des Herzens vom Kopfe verdeckt wird. Jedenfalls sehen beide Herzen sehr gut aus, und ich zweifle nicht an ihrer Funktionsfähigkeit, namentlich wenn ich das normale Aussehen des Gefäßhofes mit in Betracht ziehe. Leider weiß ich nicht anzugeben, ob die Herzen vor der Konservierung geschlagen haben. Es liegt jedoch kein Grund vor, dieses zu bezweifeln. Betreffs des Gefäßverlaufes neige ich zu der Ansicht, daß jedes Herz eine Aorta versorgt.

Erst nachdem ich meine zweiherzigen Embryonen künstlich erzeugt hatte, erfuhr ich von der Arbeit zweier Schweizerischer Forscher: Warynsky et Fol, Recherches expérimentales sur la cause de quelques monstruosités simples et de divers processus embryogéniques (Recueil zoologique suisse. I. 1884). Genannte Forscher versuchten unter anderm auch Cyclocephalen dadurch künstlich zu erzeugen, daß sie an einem etwa 30 Stunden alten Embryo den Kopf mittels glühender Nadel verletzten und dann das Ei weiter bebrüteten. Sie erhielten aber niemals Cyclocephalen, sondern entweder ganz normale Embryonen oder Embryonen ohne Kopf. Von letzteren bilden sie einen ab, der ein Medullarrohr und einige Urwirbel und vor letzteren ein Loch in der Keimscheibe zeigt. Neben diesem Loche sind ein paar Bläschen gezeichnet, die die Herzen darstellen sollen, und denen in Fig. 29 nicht unähnlich sind. Im Prinzip war die Frage also schon vor 20 Jahren gelöst. Trotzdem glaube ich, in vorliegender Arbeit, die nicht zufällig, sondern systematisch zu diesem Resultate gelangt, Interessantes zu bieten, zumal man den beiden zuletzt beschriebenen Embryonen Lebensfähigkeit auf längere Zeit hinaus zuschreiben kann.

Fassen wir nun die Ergebnisse vorliegender Arbeit zusammen:

1) Blutinseln und Gefäße entstehen aus Keimwallmaterial, sind also entodermalen Ursprungs.
2) Gefäßzellenzüge gelangen zwischen die verdickte Splanchnopleura und das verdickte Entoderm, um hier als Stamm der Vena omphalomesenterica jederseits eine Herzanlage zu bilden (bei den Vögeln zunächst noch ohne Lumen).
3) Durch Vereinigung beider und Bildung eines einheitlichen Lumens entsteht das Herz gewissermaßen als Produkt der Venae omphalomesentericae.
4) Wenn man die Entwicklung der einen Herzanlage unterdrückt oder verhindert, bildet die andre ein vollständiges Herz.
5) An Embryonen, bei denen die Vereinigung der Herzanlagen noch nicht erfolgt ist, ist es möglich, diese dauernd zu verhindern und so Embryonen mit zwei Herzen gewöhnlicher Größe zu erhalten.
6) Es steht also nichts der Annahme entgegen, daß, wenn zufällig auch die Wurzeln der Venae omphalomesentericae isoliert in den Embryo gerieten, mehrere Herzen aus diesen Venenwurzeln ihren Ursprung nehmen könnten.

Am Schlusse der Arbeit ist es mir eine angenehme Pflicht, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Hofrat Professor Dr. C. Rabl, meinen aufrichtigsten und herzlichsten Dank auszusprechen für die Liebenswürdigkeit, mit der er mir so manchen wertvollen Rat gab, und für die Freundlichkeit, mit der er mir reiche Mittel seines Institutes zur Verfügung stellte.

Literaturverzeichnis.

Disse, Die Entstehung des Blutes und der ersten Gefäße im Hühnerei. Archiv f. mikr. Anatomie. Bd. XVI.

Drasch, O., Bildung der Somatopleura und der Gefäße beim Hühnchen. Anatom. Anzeiger. Bd. IX.

Duval, Atlas d'Embryologie.

Gasser, Über Entstehung des Herzens bei Vogelembryonen. Archiv f. mikr. Anatomie. Bd. XIV.

His, Lehre vom Bindesubstanzkeim (Parablast). Archiv f. Anatomie. 1882.

—— Lecithoblast und Angioblast der Wirbeltiere. Abhandl. d. Mathem.-phys. Klasse d. kg. Ges. d. Wissensch. XXVI.

Kopsch, Untersuchungen über Gastrulation und Embryobildung bei den Chordaten. I. Teil.

—— Experimentelle Untersuchungen am Primitivstreif des Hühnchens und an Scylliumembryonen. Verhandl. d. Anatom. Gesellsch. Kiel 1898.

Mollier, Die erste Anlage des Herzens. Hertwig, Handbuch d. Entwicklungsgeschichte. Bd. I.

Peebles, The location of the chick embryo upon the blastoderm. Journ. of Exper. Zoölogy.

Rabl, C., Über die Bildung des Herzens der Amphibien. Morpholog. Jahrbuch. Bd. XII.

—— Theorie des Mesoderms.

Rückert, Entwicklung der extraembryonalen Gefäße der Vögel. Hertwig, Handbuch d. Entwicklungsgesch. Bd. I.

van der Stricht, O., Nouvelles recherches sur la genèse des globules rouges et des globules blancs du sang. Archive de biologie. XII. 1892.

Tur, Jan, Sur le developpement anormal du parablaste dans les embryons de poule (Parablaste sous-germinal). Bulletin de la société philomantique de Paris. 1906.

Verocay, Multiplicitas cordis (Heptacardia) bei einem Huhn. Verhandl. der Deutsch. Patholog. Gesellsch. 9. Tagung. Meran 1905.

Vialleton, Sur l'origine des germes vasculaires dans l'embryon de poulet. Anatom. Anzeiger. Bd. VII. 1892.

Waldeyer, Archiblast und Parablast.

Warynsky et Fol, Recherches expérimentales sur la cause de quelques monstruosités simples et de divers processus embryogéniques. Recueil zoologique suisse. Vol. I. 1884.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel X.

Fig. 1. Möwe, Primitivstreifen 1,4 mm, Kopffortsatz 1,0 mm. Schnitt durch das periphere, seitliche Mesoderm und den Keimwall. Blutinsel in Bildung.

Fig. 2. Möwe, Schnitt durch denselben Embryo wie Fig. 1, etwas weiter hinten. Sich vom Keimwall ablösende, noch locker gefügte Blutinsel; rechts einzelne Dotterträger.

Fig. 3. Möwe, Primitivstreifen mit Kopffortsatz; Schnitt durch den hintersten Teil der Keimscheibe. Tief im Dotterwall wurzelnde Blutinseln. (Nach einem Präparate des Herrn Dr. Sieglbauer.)

Fig. 4. Huhn, $> 1 + 1$ Urwirbel. Vom Mesoderm vollständig isolierte und weit entfernt liegende Blutinsel.

Fig. 7. Huhn, Primitivstreifen 1,6 mm, Kopffortsatz 0,5 mm. Vom Mesoderm vollständig isolierte und weit entfernte Blutinsel in Bildung aus Dotterzellen.

Fig. 8. Möwe, $> 3 + 1$ Urwirbel. Blutinsel mit langem, später Gefäße bildenden Fortsatz.

Fig. 9. Möwe, $3 + 1$ Urwirbel. Querschnitt nahe an der Verdickung von Entoderm und Mesoderm. Zwei scheinbar getrennte Gefäßanlagen.

Fig. 10. Auf den Schnitt der Fig. 9 folgender Schnitt. Sehr feiner protoplasmatischer Zusammenhang zweier Gefäßanlagen.

Fig. 11. Möwe, $> 3 + 1$ Urwirbel. Querschnitt durch den Rand des Keimwalles in der Höhe der ersten Urwirbel. Zahlreiche Dotterträger Gefäße bildend.

Fig. 12. Schnitt durch den Embryo der Fig. 11, etwas weiter hinten und seitlich. Dotterträger bei der Bildung von Gefäßen.
Fig. 14. Möwe, 3 + 1 Urwirbel. Querschnitt vor der Urwirbelregion. Dotterträger an der Stelle der späteren ersten Herzzellen.
Fig. 16. Huhn, 5 Urwirbel. Querschnitt durch die Herzgegend. Kette der Herzzellen.
Fig. 24. Hühnerembryo G mit einseitig entwickeltem Herzen. Querschnitt. An der Verwachsungsstelle von Ectoderm und Entoderm Divertikel aus Keimwallmaterial.
Fig. 28. Embryo C mit einseitig entwickeltem Herzen. Teil der Fig. 27 (Taf. XI) stärker vergrößert. Operierte Seite; keine Gefäße.
Fig. 29. Embryo C mit einseitig entwickeltem Herzen. Teil der Fig. 27 (Taf. XI) stärker vergrößert. Nicht operierte Seite; Herz.

Tafel XI.

Fig. 13. Möwe, 3 + 1 Urwirbel. Schnitt durch die Gegend der ersten Herzzellen. Splanchnopleura und Entoderm gestreckt und eng aneinander liegend.
Fig. 15. Möwe, > 3 + 1 Urwirbel. Schnitt durch die Gegend der ersten Herzzellen. Splanchnopleura nach dem Cölom zu konvex, Spaltraum zwischen ihr und dem Entoderm, darin Herzzellen.
Fig. 17. Möwe, 7 + 1 Urwirbel. Verschmelzen der beiden Herzanlagen, ventrales Mesocard.
Fig. 18. Ente, 9 + 1 Urwirbel. Verschmelzung vollständig, weites Lumen und S-förmige Krümmung des Herzschlauches, ventrales Mesocard verschwunden.
Fig. 20. Embryo A, 8 + 1 Urwirbel, mit einseitig entwickeltem Herzen. Schnitt durch die hintere Körperhälfte. Zwei Aorten.
Fig. 21. Derselbe Embryo. Schnitt durch das Herz.
Fig. 23. Embryo G mit einseitig entwickeltem Herzen. Schnitt durch das Herz, durch die vordere Darmpforte.
Fig. 25. Embryo H. Schnitt durch das einseitig entwickelte Herz.
Fig. 26. Embryo D. Schnitt durch das einseitig entwickelte Herz.
Fig. 27. Embryo C. Schnitt durch das einseitig entwickelte Herz.

Tafel XII.

Fig. 19. Embryo A mit einseitig entwickeltem Herzen, Totalansicht.
Fig. 22. Embryo G mit einseitig entwickeltem Herzen, Totalansicht (Spiegelbild).
Fig. 5. Möwe, 1 + 1 Urwirbel. Hinterstes Stück der Blutinselregion im Flächenbilde; isolierte Blutinseln.

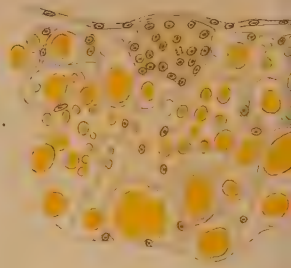
Tafel XIII.

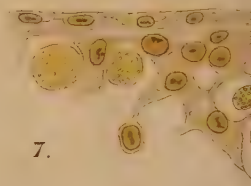
Fig. 6. Keimscheibe vom Huhn mit vollständig vom Mesoderm isolierten und bis zu 3 mm entfernten Blutinseln.
Fig. 29. Embryo AA, stark geschädigt. Andeutung von doppelter Herzbildung. Stauungsmerkmale im Gefäßhof.
Fig. 30. Embryo BB mit zwei Herzen, aber offenem Darm.
Fig. 31. Embryo DD mit zwei bereits eingeschnürten Herzen (Blutkörperchen in den Herzen).

Fig. 32. Embryo EE mit zwei Herzen. Kopfdarm geschlossen. Spina bifida.
Fig. 33. Embryo FF mit zwei Herzen. Kopfdarm geschlossen. Medullarrohr stellenweis verstrichen. Einige Urwirbel angedeutet.
Fig. 34. Embryo GG mit zwei schön entwickelten Herzen, wenig deformiert. 10 Urwirbelpaare deutlich.
Fig. 35. Herzgegend desselben Embryo, stärker vergrößert.
Fig. 36. Embryo JJ, 12 + 1 Urwirbel, mit zwei Herzen, sonst normal, von einer Abbiegung des Kopfes und Schlängelung des Hirnrohres abgesehen.
Fig. 37. Doppelbildung vom Huhn mit zwei, beiden Embryonen gemeinsam angehörenden, seitlich gelegenen Herzen.

C Cölom,
Ch Chorda dorsalis,
Ec Endocard,
Ed Entoderm,
H Herz,
Spp Splanchnopleura,
Z Zellhaufen (Blutinsel).

1.

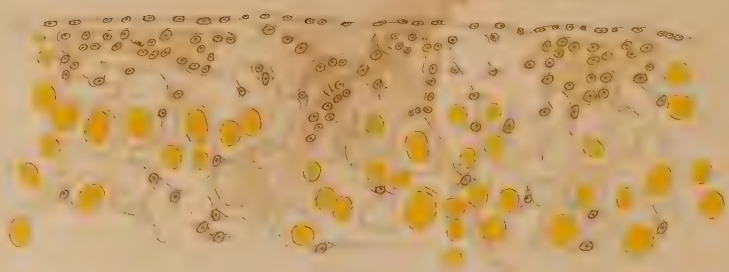

4.

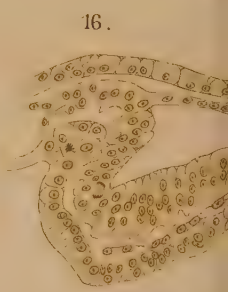

7.

8.

2.

9.

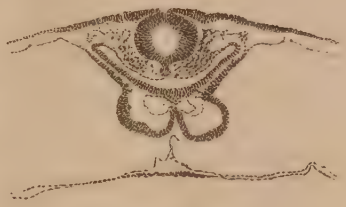

3.


16.

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.

13.

17.



15.

18.

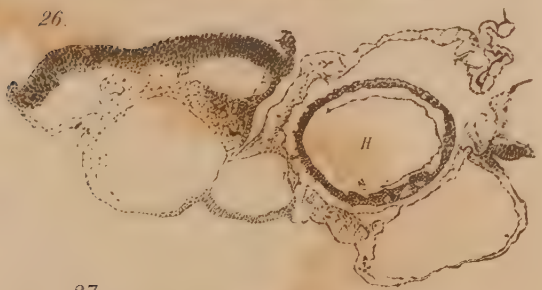
20.

21

23.

25.

26.



27.

Fig. 22

Fig. 19

Fig. 5

Fig. 29 AA

Fig. 30 BB

Fig. 31 DD

Fig. 33 FF

Fig. 34 GG

Fig. 36 JJ

Fig. 32 EE

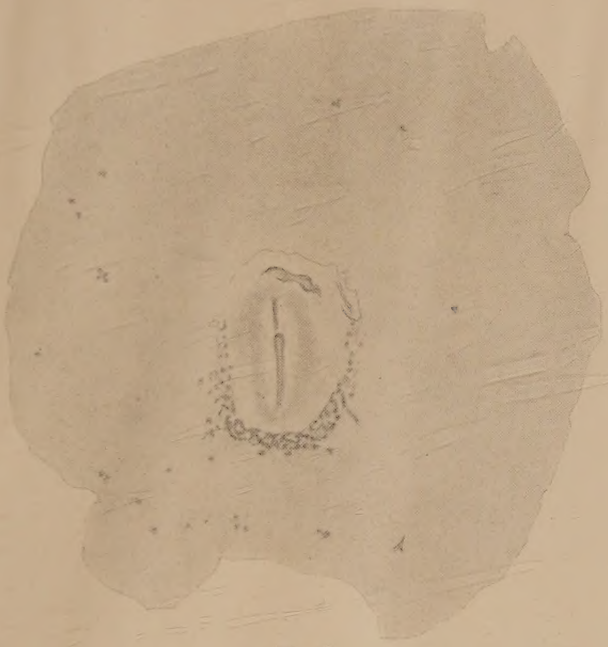


Fig. 6

Fig. 35 GG

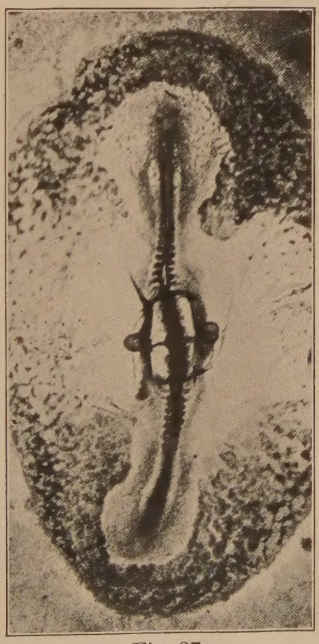


Fig. 37

Lebenslauf.

Ich, Ludwig Gräper, bin als Sohn des Postrates, jetzigen Geheimen Postrates, Peter Gräper, am 30. März 1882 in Frankfurt a. M. geboren. Den Vorschul- und Gymnasialunterricht genoß ich in Hamburg und Dresden, wo ich Ostern 1904 die Reifeprüfung am Wettiner Gymnasium bestand. Ich diente ein halbes Jahr beim 2. kgl. sächsischen Grenadierregiment Nr. 101 und studierte dann in den Jahren 1904 bis 1909 Medizin an den Universitäten Leipzig, Heidelberg, München, Leipzig, wo ich am 15. Dezember 1909 das medizinische Staatsexamen beendete.